

THESE DE DOCTORAT D'ETAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée à

LA FACULTE DES SCIENCES DE PARIS

par

Hossein LESSANI

pour obtenir le grade de Docteur-Es-Sciences

Sujet : RECHERCHES SUR LE COMPORTEMENT PHYSIOLOGIQUE DE LA
LUZERNE EN PRESENCE DE CHLORURE DE SODIUM

Etude de quelques aspects de la nutrition minérale et du métabolisme
respiratoire

Soutenue le 16 avril 1969

devant la Commission d'Examen

MM. CHOUARD Président

HELLER Examineurs

Mlle SCHEIDECKER

E R R A T A

- Page 2, Ligne 5 : permit (et non permet)
- " I4 " I9 et 2I : m M/l (et non : n M/l)
- " 7I " I7 et I8 : poids de récolte obtenus pour la troisième série
(L. de Provence) (et non : obtenus pour la
seconde, etc)
- " 83, Légende du graphique : ● Luzerne de Gabès
O " de Provence (et non Gabès)
- " I00, Ligne 2 : des deux variétés (et non espèces)
- " I3I, Légende du graphique : Ac. Malique (et non : maliques)
- " I37, Lignes I5 et I6 : les taux des acides organiques dosés diminuent et
ceux des glucides solubles augmentent (et non : les
taux des acides organiques et ceux des glucides so-
lubles diminuent)
- " I38, Ligne I2 : Johnson (et non : Johson)
- " I49, " 27 : tomate (et non : tomæ)

THESE DE DOCTORAT D'ETAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée à

LA FACULTE DES SCIENCES DE PARIS

par

Hossein LESSANI

pour obtenir le grade de Docteur Es-Sciences



Sujet : RECHERCHES SUR LE COMPORTEMENT PHYSIOLOGIQUE
DE LA LUZERNE EN PRESENCE DE CHLORURE DE SODIUM.

Etude de quelques aspects de la nutrition minérale et du métabolisme respiratoire.

Soutenue le 16 avril 1969

devant la Commission d'Examen

MM. CHOUARD

Président

HELLER

Examineurs

Mlle SCHEIDECKER

THÈSE DE DOCTORAT D'ÉTAT EN SCIENCES NATURELLES

présentée à

LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

par

Hossein I. ESSANI

pour obtenir le grade de Docteur Es-Sciences



Sujet : RECHERCHES SUR LE COMPORTEMENT PHYSIOLOGIQUE
DE LA LUZERNE EN PRÉSENCE DE CHLORURE DE SODIUM

Étude de quelques aspects de la nutrition minérale et du métabo-
lisme respiratoire.

devant la Commission d'Examen

Soutenue le 16 avril 1969

MM. CHOUARD Président

HELIER

Examinateurs

Mlle SCHEIDECKER

AVANT - PROPOS

La première partie de ce travail a été faite au champ, sur le terrain d'essai du CRUESI , à Cherfech (Tunisie) , au cours de l'été 1966. Le CRUESI a mis à ma disposition non seulement des moyens de travail, mais encore toutes les données relatives au climat, aux poids de récolte, à l'analyse des eaux et du sol , me permettant ainsi d'intégrer mon étude dans un ensemble très complet d'observations, ce qui en fait tout l'intérêt.

La seconde partie a été faite de 1966 à 1968, d'abord au Laboratoire de Physiologie végétale de la Sorbonne, puis au Laboratoire de Nutrition minérale du Phytotron, sous la direction de Mademoiselle SCHEIDECKER.

Ma gratitude va d'abord à Monsieur le Professeur CHOUARD, qui voulut bien m'accueillir à la Sorbonne, puis au Phytotron, et présider le jury qui eut à connaître de mon travail . Sans son bienveillant appui cette thèse n'eut pu être achevée.

Monsieur le Professeur HELLER a accepté de lire mon mémoire et d'en être le rapporteur. Qu'il me permette de le remercier ici sincèrement non seulement de sa présence dans ce jury, mais surtout de ses remarques et de ses suggestions.

Mademoiselle SCHEIDECKER a guidé mon travail, qu'il s'agisse de l'orientation de mes recherches ou de la présentation des résultats.

Je lui en exprime une grande reconnaissance, comme à tout le personnel du Laboratoire, chercheurs et techniciens : leur aide, leurs conseils m'ont permis de mener à bien ce travail dans des limites de temps qui furent très sévères.

Mes très vifs remerciements vont également à Monsieur VAN HORN, Directeur du CRUESI (UNESCO), qui m'a accueilli à Tunis, à Messieurs OLLAT et COMBEAU, qui dirigent les Laboratoires de Chimie et de Physique du sol de cet organisme et m'ont fait bénéficier de leur expérience et de leurs résultats, à Messieurs HAMZA et ZID, qui m'ont en plusieurs circonstances apporté leur concours amical.

Il m'appartient également de remercier Monsieur de PARCEVAUX, qui m'a reçu dans son laboratoire pour un stage , ainsi que Madame GARNIER et Monsieur QUEIROZ qui m'ont initié à certaines techniques et ont bien voulu discuter de mes résultats concernant les activités enzymatiques.

Je ne saurais oublier tous ceux dont l'intervention me permet d'entreprendre et de terminer cette thèse. Le Gouvernement français m'a libéralement accordé une bourse. Mes professeurs de l'Université de Téhéran m'ont donné toutes les facilités nécessaires à la poursuite de mes études et ont constamment encouragé mon effort. Je voudrais remercier plus particulièrement Monsieur le Professeur MAHDAVI, qui fut Doyen de la Faculté d'Agronomie, Monsieur le Professeur ZAHEDI, Monsieur le Professeur SABETI, Directeur du Département de Biologie, et Monsieur le Professeur MEIMANDI-NEJAD.

La gentillesse de mes amis, Monsieur le Docteur SANEI et Monsieur l'Ingénieur MEHRKAR-ASL, m'a beaucoup aidé à résoudre les problèmes administratifs.

Il me faut ajouter enfin que sans le soutien que m'a apporté ma femme et sans la compréhension de ma famille cette thèse n'eut pas été réalisable.

I N T R O D U C T I O N

La tolérance des végétaux à l'égard des sels pose des problèmes pratiques importants dans nombre de régions, surtout arides ou semi-arides. Depuis fort longtemps donc, le comportement apparent en milieu salé des glycophytes cultivés a fait l'objet d'études nombreuses, mais le plus souvent superficielles.

Des travaux plus récents, en bonne partie soviétiques, ont été consacrés aux effets des sels (chlorure et sulfate de sodium , chlorure de calcium) sur la composition de ces plantes, en particulier sur les taux des différents composés azotés.

Quelques chercheurs seulement, au cours des dernières années , se sont placés d'un point de vue plus proprement physiologique et plus dynamique pour envisager l'action des milieux salés sur les voies métaboliques (en particulier celles de la respiration) et sur certaines activités enzymatiques. Pour des raisons techniques évidentes, ces travaux ont souvent été faits sur des plantes très jeunes , restées très peu de temps au contact d'un milieu salé, et dont on ne connaît pas, la plupart du temps, les teneurs internes en éléments.

Par ailleurs, les recherches modernes sur l'absorption et le transport du sodium et du chlore, en eux-mêmes et dans leurs relations avec les autres éléments, chez des plantes supérieures cultivées en milieu salé sont encore relativement peu nombreuses.

Il en résulte que les mécanismes profonds de l'adaptation ou de l'intolérance aux sels sont encore presque inconnus.

Il nous a donc paru utile d'étudier conjointement certains aspects de la nutrition minérale et du métabolisme respiratoire d'un glycophyte cultivé en milieu salé, et de nous attacher, pour ce faire, à une plante cultivée en présence d'un sel, en l'occurrence le chlorure de sodium , suffisamment longtemps pour que son milieu interne soit profondément modifié, et dont le comportement apparent et les taux internes de chlore et de sodium soient bien déterminés.

En dépit des "défauts" de cette espèce en tant que matériel d'expérience, nous avons choisi la Luzerne, Medicago sativa L., du fait d'une part de l'intérêt

agronomique de cette plante fourragère dans les régions où nous serons appelé à travailler, d'autre part des possibilités qui nous étaient offertes d'étudier son comportement tant au champ qu'en laboratoire.

La mise au point bibliographique comprend, après une rapide compilation des données déjà acquises sur les réactions de la Luzerne en milieu salé, une revue des informations dont on dispose actuellement d'une part sur l'absorption, le transport et l'accumulation du chlore et du sodium, d'autre part sur l'influence des sels sur le métabolisme respiratoire.

Le travail de recherche comprend, après une étude classique de comportement, conduite au champ et en milieu artificiel, une étude, chez des plantes cultivées en aquiculture stricte en présence de différentes concentrations du chlorure de sodium, de l'absorption, du transport et de l'accumulation du chlore, du sodium, du potassium et du calcium et une étude de l'activité respiratoire, du taux de certains substrats de la respiration (glucides, acides organiques) et de l'activité de deux enzymes - clés de la respiration (glucose - 6 - phosphate-deshydrogénase et deshydrogénase malique).

HISTORIQUE

Nous ne chercherons pas à évoquer le grand nombre de travaux auxquels peut se référer toute recherche sur le comportement physiologique d'une plante cultivée en milieu salé.

Nous plaçant successivement à deux points de vue différents, nous nous limiterons d'abord à ceux consacrés à la Luzerne (section I), ensuite à ceux qui intéressent deux thèmes que nous avons plus particulièrement étudiés: d'une part, l'absorption, le transport et l'accumulation du sodium et du chlore (section II); d'autre part, les effets sur le métabolisme respiratoire des sels présents dans les milieux salés naturels et plus spécialement du chlorure de sodium (section III).

I- COMPORTEMENT DE LA LUZERNE EN MILIEU SALE.

Par "milieu salé", nous désignons les sols, les eaux d'irrigation, les solutions nutritives où les concentrations de certains macro-éléments, comme le chlore, le sodium, le soufre sont anormalement élevées.

A - CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT.1- Germination.

Sur sol, le taux de germination de la Luzerne est fortement réduit en présence d'un taux élevé de sodium échangeable (45 à 55% du total des éléments échangeables), même en présence d'un produit améliorant la structure physique (BERNSTEIN et PEARSON, 1956).

En solution, l'action dépressive du chlorure de sodium est, à pression osmotique égale, plus marquée que celle du mannitol, surtout au dessus de neuf atmosphères: à quinze atmosphères, au bout de dix jours, 2% des graines ont germé en présence de chlorure de sodium, 37% en présence de mannitol (UHVITS, 1946).

On a observé des différences de sensibilité notables, au stade de la germination, entre les différentes variétés de Luzerne (DOTZENKO et DEAN, 1959).

2- Croissance.

a) Culture sur sol.

On peut envisager la culture de la Luzerne jusqu'à une concentration de six grammes de sels (sulfates et chlorures) par litre dans l'extrait de saturation, mais à ce taux la récolte est environ la moitié de celle du témoin (HARRIS, 1920 ; BERNSTEIN, 1964).

En irriguant avec une eau salée (50% NaCl, 50% CaCl₂) six variétés différentes de Luzerne , BROWN et HAYWARD (1956) ont obtenu en pleine terre, les résultats moyens suivants :

Eau d'irrigation (Extrait sec)	Poids de récolte (Pour cent du témoin)
3 g/l	79
6 g/l	60
9 g/l	42

En pots, dans les essais de HAMDI, YOUSSEF et ELMANSEY (1966), sur sol argileux et sur sol sableux, avec des eaux d'arrosage contenant 1 à 3 g/l de sels (rapport $\text{Na}^+ / \text{Ca}^{++}$ variable), les réductions de croissance ont été nettement plus sévères.

Quand la proportion du sodium échangeable dans le sol dépasse 30% du total des éléments échangeables, le poids de récolte diminue considérablement par rapport au témoin (30% du témoin quand Na échangeable = 40 à 45%) . Si le sol est lourd, l'addition d'un produit qui en améliore la structure physique, atténue les effets du sodium échangeable (MARTIN et JONES, 1954; CHANG et DREGNE, 1955; BERNSTEIN et PEARSON, 1956)..

b) Culture en milieu artificiel.

De faibles quantités de sodium dans la solution nutritive (100 mg/l) peuvent favoriser la croissance de la Luzerne (WALLACE, TOTH et BEAR, 1948).

Quand l'ion chlore est combiné à plusieurs cations différents, la croissance n'est que peu ou pas réduite en présence de trois grammes de chlorure par litre (AHI et POWERS, 1938 ; EATON, 1942). Quand il s'agit de chlorure de sodium seul, on a obtenu les résultats suivants (GAUCH et MAGISTAD, 1943; BERNSTEIN et OGATA, 1966).

Solution nutritive (NaCl g/l)	Poids de récolte (Pour cent du témoin)
3	75
6 à 7	50

A pression osmotique égale, la Luzerne supporterait mieux les sulfates que les chlorures (EATON, 1942; MAGISTAD, AYERS, WADLEIGH et GAUCH, 1943).

c) Effets de la température.

Des températures supérieures à 25°C aggravent les effets du sel, mais la Luzerne est relativement peu sensible à cette action de la température (AHI et POWERS, 1938; MAGISTAD, AYERS, WADLEIGH et GAUCH, 1943).

3- Nodulation.

En culture sur gravier, une concentration de six à sept grammes par litre de chlorure de sodium affecte peu la nodulation (BERNSTEIN et OGATA, 1966).

B - RESISTANCE CELLULAIRE.

Les cellules de fragments de tissus superficiels de la tige de Luzerne ne supportent pas sans dommages des concentrations du chlorure de sodium supérieures à 0,2 molécules par litre (BERNSTEIN, 1961).

C - NUTRITION MINERALE

L'analyse des jus de presse des parties aériennes de plantes cultivées sur sable en présence de chlorures montre qu'à concentration ionique égale dans le milieu la Luzerne accumule des quantités comparables (exprimées en milli-équivalents) de sodium et de chlore. Placées dans les mêmes conditions, la Luzerne, la Betterave, le Coton et la Tomate ont, dans leurs parties aériennes, sensiblement la même teneur en chlore, mais des teneurs nettement différentes en sodium (Solution nutritive : 1,8 g/l Na; Jus de presse, Na g/l : Tomate : 0,3; Coton: 0,6; Luzerne : 1,7 ; Betterave : 9) (EATON, 1942).

Sur sol, l'irrigation avec des eaux salées (jusqu'à 9 g/l de chlorures) ne modifie pas sensiblement le taux des cations dans la plante quand la proportion du sodium échangeable reste comprise entre 10 et 16% du total des éléments échangeables (BROWN et HAYWARD, 1956).

En revanche quand la proportion du sodium échangeable dans le sol passe de 2 ou 4% à 60% , les résultats de CHANG et DREGNE (1955) et de BERNSTEIN et PEARSON (1956) montrent que (Fig.2 et 3) :

- Dans les parties aériennes, le taux du sodium augmente d'abord lentement, puis au delà de 30 à 40% de sodium échangeable, brutalement; l'effet d'antagonisme à l'égard du potassium et du calcium est très net; les variations du taux du magnésium sont très faibles.

- Dans les racines, le taux du potassium diminue; les taux du sodium et du calcium, beaucoup plus faibles que dans les parties aériennes, et le taux du magnésium ne varient guère.

Quand on cultive la Luzerne sur des sols différents par leur capacité totale d'échange, mais identiques par la proportion du sodium échangeable on peut obtenir des poids de récolte comparables pour des plantes ayant des taux de sodium nettement différents, ce qui limite beaucoup l'utilisation éventuelle du dosage du sodium dans la plante comme méthode de diagnostic agronomique (BERNSTEIN et PEARSON ,1956).

Les résultats de HAMDI, YOUSSEF et ELMANSEY (1965) mettent bien en évidence les différences dans l'accumulation des éléments qu'on observe quand on cultive la Luzerne sur deux sols irrigués avec les mêmes eaux, mais très différents par leur capacité totale d'échange.

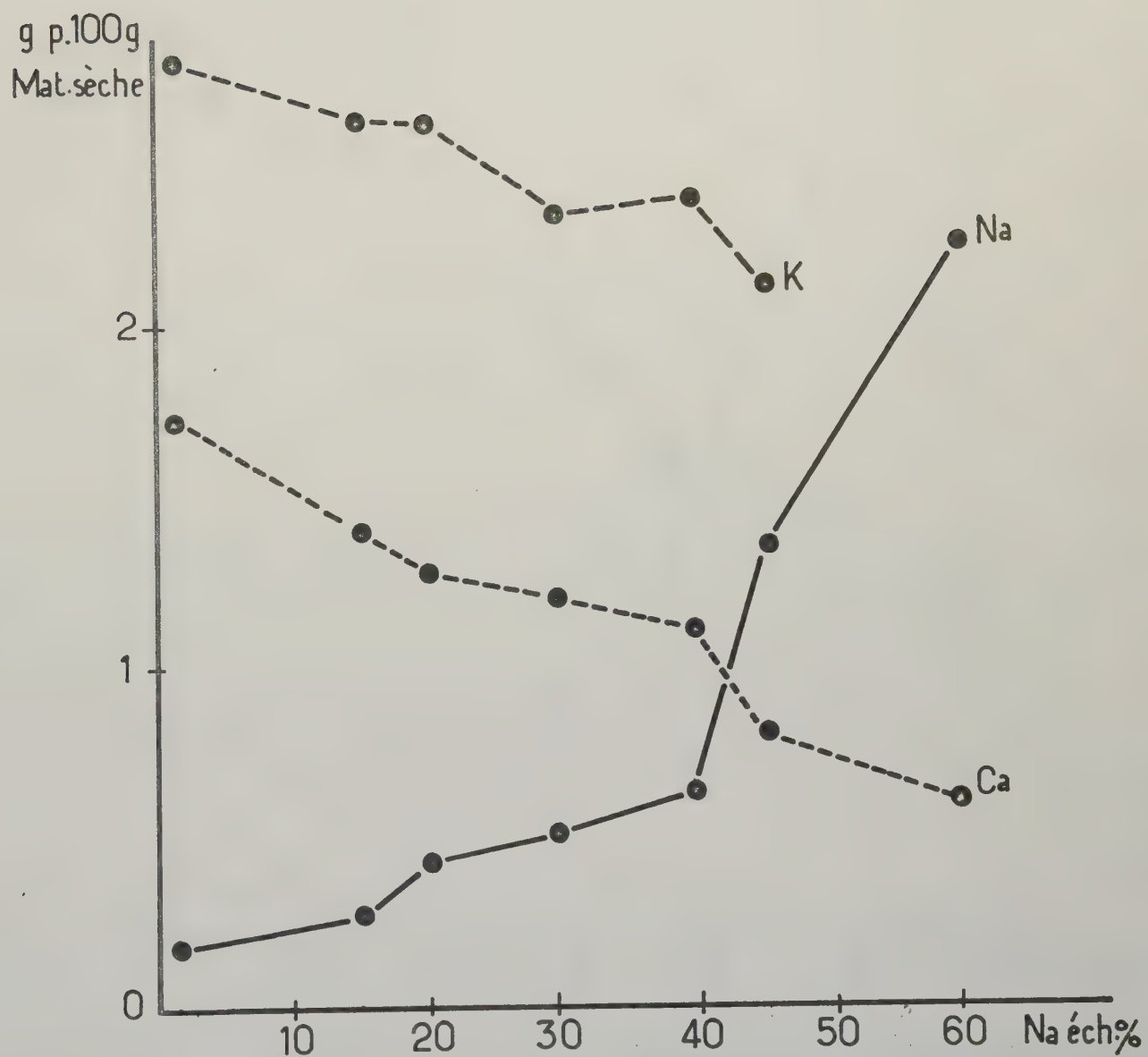


Fig. 1.- Taux du potassium, du calcium et du sodium dans les parties aériennes de la Luzerne en fonction du sodium échangeable du sol. (Limon calcaire Avec "conditionneur" de sol. Moyenne des résultats obtenus sur deux coupes successives).

(d'après CHANG et DREGNE, 1955).

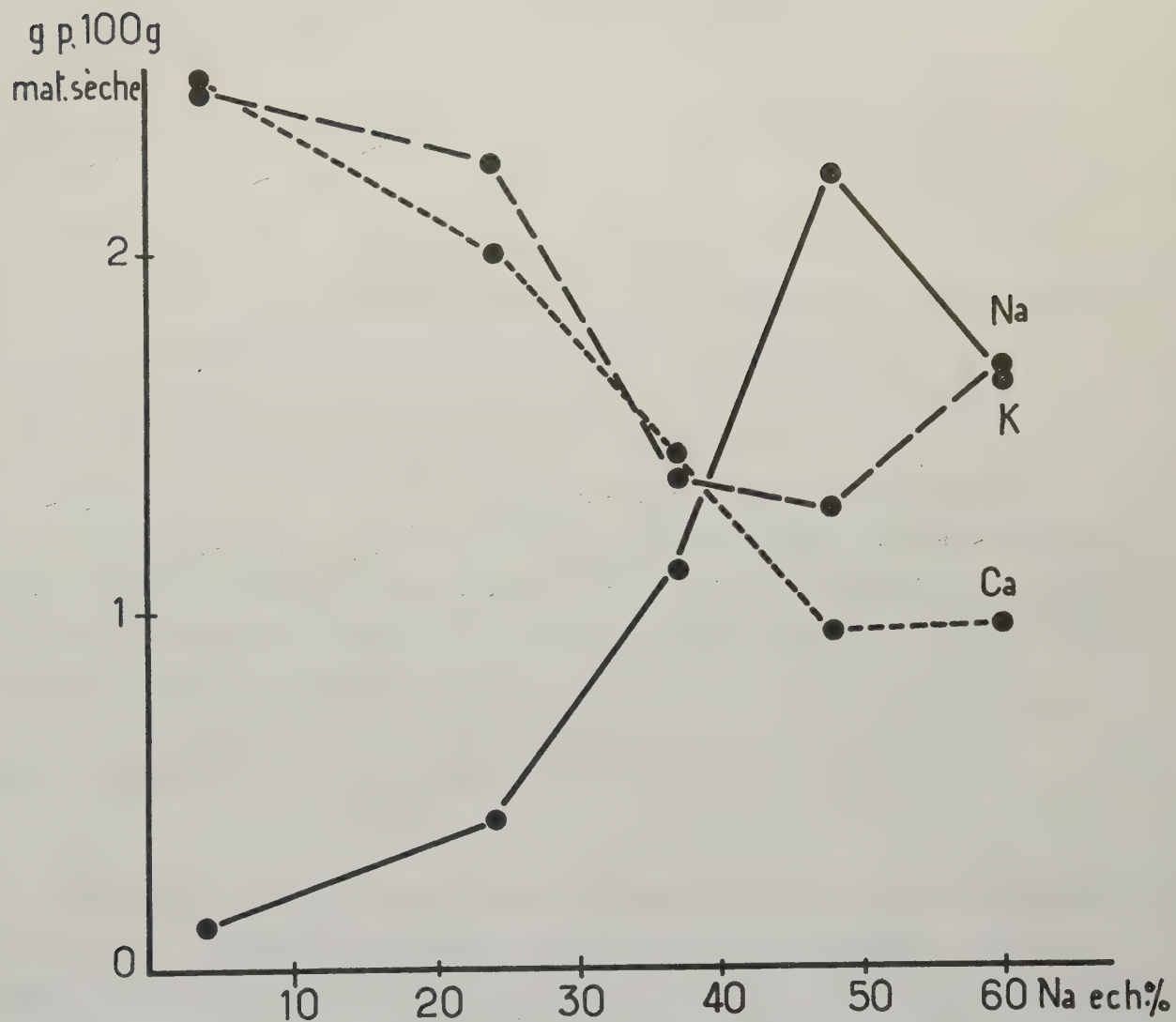


Fig. 2.- Taux du potassium, du calcium et du sodium dans les parties aériennes de la Luzerne en fonction du sodium échangeable du sol. (Argile. Avec "conditionneur" de sol. Première coupe).
(d'après BERNSTEIN et PEARSON, 1956)

D- PRESSION OSMOTIQUE, ECONOMIE DE L'EAU.

Le comportement de la Luzerne à l'égard de l'eau a été beaucoup étudié du point de vue écologique et agronomique (HÖFLER, MIGSCH et ROTTENBURG, 1941; ARVIDSON, 1951; REPP et KILLIAN, 1956; LEMEE, 1961 ; DE PARCEVAUX, 1964; LAPEYRONIE, 1965).

Mésophyte à forte transpiration, la Luzerne a cependant un bilan d'eau bien équilibré grâce à une régulation stomatique efficace. Elle est capable d'augmenter sa pression osmotique en milieu sec et de supporter un déficit hydrique assez élevé. Ses mécanismes de régulation physiologique et son enracinement très profond en font une plante relativement résistante à la sécheresse, mais capable de profiter de l'irrigation.

Sa croissance dépend plus étroitement de la tension d'eau du sol que de l'évapotranspiration (TAYLOR et HADDOCK, 1956; TAYLOR, 1961).

L'économie de l'eau et la pression osmotique interne de la Luzerne en milieu salé ne paraissent en revanche guère avoir retenu l'attention des chercheurs. BERNSTEIN et PEARSON (1956) ont montré que la teneur en eau diminue quand la proportion du sodium échangeable dans le sol augmente. EATON (1942) a mesuré les pressions osmotiques des jus de presse :

Pression osmotique de la solution nutritive (atm)	0,7 - 2,5 - 6.
" interne	14 -15,1 -16,4

La différence plante-milieu augmente en même temps que les valeurs absolues des pressions, comme chez la Tomate et le Coton, et contrairement à ce qu'on observe chez l'Orge et la Betterave.

L'augmentation maxima en milieu aéré de l'indice de succulence des feuilles; tel que le calcul REPP (1961), ne dépasse pas, chez la Luzerne, 55% ce qui est relativement faible (136% chez Lotus Tenuis ; 17% chez Melilotus albus ; jusqu'à 360% chez certains halophytes).

E- RESPIRATION.

Des mesures d'intensité respiratoire ont été faites, par la méthode de Warburg, sur des fragments de jeunes tiges de Luzerne cultivée en milieu non salé (LESSANI, 1963). Une fois prélevés les fragments étaient plongés soit dans une

solution nutritive complète témoin, soit dans la même solution additionnée de chlorure de sodium (0,37 M/l) ou de calcium (0,25 M/l) (les deux solutions contenant des chlorures ayant ainsi la même pression osmotique). L'absorption d'oxygène était mesurée après deux heures et après vingt quatre heures de ce traitement. Les résultats suivants ont été obtenus (moyenne de trois expériences) :

	2 heures				24 heures		
	T- NaCl - CaCl ₂				T - NaCl - CaCl ₂		
μl O ₂ /h/g Mat.fraîche:	11,9	12,8	12,2	✓	30,4	30,6	8,4

En présence de 21,4 grammes de chlorure de sodium par litre, l'intensité respiratoire est donc très voisine de celle du témoin. En présence de chlorure de calcium en revanche, l'absorption d'oxygène est, au bout de vingt quatre heures, fortement diminuée par rapport au témoin.

Les mêmes mesures ont été faites sur quinze genres différents, dans le but d'établir une éventuelle relation entre les données obtenues et la tolérance aux sels.

Les mêmes préoccupations avaient guidé POKROVSKAIA (1958) . Utilisant une méthode de travail tout à fait différente, il avait montré que la Luzerne faisait partie des espèces relativement tolérantes capables d'augmenter leur activité respiratoire en présence de certaines doses de sels.

F- COMPOSITION ORGANIQUE.

Il ne semble guère exister de données sur le métabolisme et la composition organique de la Luzerne cultivée en milieu salé.

G- CONCLUSIONS.

En conclusion, la Luzerne nous apparait comme une plante assez sensible au stade de la germination et moyennement tolérante aux sels au stade adulte, si tant est qu'une telle schématisation ait un sens. Ainsi elle supporte généralement bien (réduction de croissance inférieure ou égale à 25%) jusqu'à trois grammes de chlorure de sodium dans l'eau d'irrigation ou la solution nutritive, jusqu'à 20% de

sodium par rapport au total des éléments échangeables . Au delà de ces valeurs, la croissance diminue beaucoup et la composition minérale des parties aériennes est nettement modifiée : l'augmentation des taux du sodium et du chlore s'accompagne d'une diminution marquée de ceux du potassium et du calcium. A concentration égale dans le milieu, la Luzerne accumule des quantités comparables de chlore et de sodium. A pression osmotique égale, elle semble tolérer mieux les sulfates que les chlorures.

L'économie de l'eau, la pression osmotique interne et surtout le métabolisme de la Luzerne cultivée sur milieu salé ont été peu ou pas étudiés.

II - ABSORPTION, TRANSPORT ET ACCUMULATION DU SODIUM ET DU CHLORE.

Nous ne passerons pas ici en revue les très nombreux travaux d'inspiration agromique ou écologique consacrés à l'alimentation minérale des plantes en milieu salé. D'autres l'ont fait (BERNSTEIN, 1962) et nous venons de voir ce qui, de ce point de vue, concerne la Luzerne.

Nous nous attacherons exclusivement à l'analyse des études récentes sur les mécanismes de l'absorption, du transport et de l'accumulation du sodium et du chlore. Ce faisant, nous serons amenés à envisager certains aspects de l'interaction des ions alcalins entre eux.

A - SODIUM .

1) Absorption (et excrétion) du sodium par la cellule. Cas particulier de la racine.

L'absorption du sodium ne peut être étudiée qu'en rapport avec celle des autres ions alcalins. Dans certaines zones et certains rapports de concentration, on observe une stimulation réciproque (HUFFACKER et WALLACE, 1959₁ et ₂; KHOURI , 1966), dans d'autres, et plus généralement, un antagonisme, souvent signalé. Plusieurs hypothèses explicatives ont été proposées ; elles ont été exposées dans un travail français relativement récent (VALLEE, 1963).

EPSTEIN et HAGEN (1952) ont pensé d'abord que le rubidium (ou le potassium) et le sodium étaient pris en charge par des vecteurs différents. Ils admettaient contrairement aux conclusions de JACOBSON, OVERSTREET, KING et HANDLEY (1950), que l'inhibition observée pour des concentrations élevées de l'un ou de l'autre ion n'était pas compétitive.

BANGE (1959) envisageait aussi l'existence de deux mécanismes différents, mais montrait qu'il ne s'agissait pas simplement de deux vecteurs spécialisés, l'un dans le transport du potassium (ou du rubidium) , l'autre du sodium.

Pour BANGE, un premier mécanisme, peu sélectif, accepte le sodium aussi bien que le potassium, avec, peut-être, une légère préférence pour ce dernier. Un second, hautement sélectif, transporte exclusivement le potassium quand les deux ions sont en présence (il peut aussi transporter le sodium, mais seulement en l'absence du potassium). L'inhibition serait compétitive dans le domaine d'action du vecteur commun.

Le concept de "préférence" avait été introduit par SUTCLIFFE (1957) qui interprétait les faits en fonction d'un mécanisme transporteur unique.

Les conceptions d'EPSTEIN ont évolué avec le temps. Développant l'esquisse de RAINS (1964), RAINS et EPSTEIN (1967) concluent à l'existence de deux systèmes transporteurs des cations alcalins : le premier, hautement sélectif, fonctionne aux faibles concentrations (0,005 à 0,5 nM/l) et a une affinité plus marquée pour le potassium que pour le sodium ; l'inverse est vrai pour le second qui fonctionne aux concentrations plus élevées (0,5 à 50 nM/l). La présence de calcium dans le milieu interfère en orientant les "préférences " du premier mécanisme vers le potassium. Cette interférence ne peut être qu'extrêmement complexe, à la fois directe et indirecte; il ne suffit pas d'imaginer que le calcium modifie la configuration des sites actifs du transporteur. Dans la zone des concentrations élevées, les courbes d'absorption du sodium en fonction d'un ion interférant (K^+ ou Ca^{++}) présentent des paliers successifs, interprétés par RAINS et EPSTEIN comme le signe de l'existence de plusieurs catégories de sites, successivement occupés , sur un même transporteur.

Le premier mécanisme jouerait au niveau du plasmalemme, le second au niveau du tonoplasme (LÜTTGE et LATIES, 1966; PITMAN et SADDLER, 1967).

Il faut se garder cependant d'une schématisation trop poussée. Plusieurs types de phénomènes , " passifs " ou " actifs " , se superposent. Ces derniers peuvent dépendre du métabolisme directement ou indirectement. Les combinaisons varient considérablement avec le système étudié, son état physiologique et les conditions expérimentales. Aucun modèle satisfaisant, complet, de valeur générale ne peut encore être proposé. La prudence des conclusions de VALLEE (1963) semble toujours s'imposer

quand on confronte les résultats des travaux récents.

La lumière a , suivant le matériel végétal et les conditions expérimentales , des effets variables sur la pénétration du sodium dans les cellules d'algues (BARR et BROYER, 1964 ; BARBER, 1968₁). Ces effets ne sont pas les mêmes pour le sodium que pour le potassium : en plaçant Chlorella pyrenoidosa à l'obscurité, on réduit le taux interne du sodium de 30% , alors que le taux du potassium reste inchangé (BARBER, 1968₁). L'anaérobiose agit, dans ce cas, dans le même sens que la privation de lumière.

L'ensemble des faits observés en anaérobiose est bien difficile à interpréter (LEGGETT et STOLZY, 1961 ; RAINS et EPSTEIN, 1967) . Dans les membranes cellulaires animales peut exister un mécanisme de transport actif du sodium fonctionnant en anaérobiose (KLAHR, BOURGOIGNIE et BRICKER, 1968).

Le déroulement et les caractéristiques de l'absorption ne sont pas les mêmes dans les tissus radiculaires non encore vacuolisés et dans les tissus plus âgés. Dans les conditions expérimentales où travaillaient HANDLEY, DIOS VIDAL et OVERSTREET (1960) l'absorption du sodium dans les parties jeunes de la racine de Maïs paraissait indépendante du métabolisme.

D'autres auteurs cependant, qui ont mis en évidence un couplage entre la pénétration du sodium et des processus contrôlés par le métabolisme l'ont situé au niveau du plasmalemme, chez les algues (Mac ROBBIE, 1966 ; SMITH, 1967) comme chez les plantes supérieures (PITMAN et SADDLER, 1967).

D'après PITMAN et SADDLER (1967) , chez l'Orge et dans des conditions où, l'absorption passive était réduite à un minimum, la pénétration dans la vacuole à travers le tonoplasme aurait été contrôlée par la faible concentration du sodium dans le cytoplasme ($K^+/Na^+ = 0,33$ dans le milieu ; 11 dans le cytoplasme ; 2,8 dans la vacuole).

On a beaucoup étudié, dans les membranes cellulaires animales, le mécanisme, dépendant du métabolisme, qui transporte le potassium vers l'intérieur et le sodium vers l'extérieur. On sait que la source d'énergie qui le contrôle est l'ATP et qu'il existe une relation entre le transport du sodium et les phospho-protéines . La question se pose de savoir si ce transport dépend directement de l'ATP (JUDAH et AHMED, 1964; PAKER, 1966). Un modèle hypothétique vient d'être proposé (STONE, 1968).

Un mécanisme analogue a été mis en évidence chez les algues (DODD, PITMAN et WEST, 1967) et il n'est pas impossible qu'il existe également dans les cellules de la racine d'Orge (PITMAN et SADDLER, 1967). Chez les végétaux, contrairement à

ce qui se passe dans les cellules animales, le mécanisme n'est pas inhibé par l'ouabaïne.

2) Transport vers les parties aériennes et accumulation.

On a depuis longtemps observé que certaines plantes qui accumulent des quantités importantes de sodium dans leurs racines n'en contiennent que très peu dans leurs feuilles (COLLANDER, 1941; BARBIER et CHABANNES, 1951 ; COOPER et PEYNADO, 1954; Mac LEAN, 1956; HUFFACKER et WALLACE, 1959₁ et ₂ ; etc). Même chez les espèces qui ne tendent pas à exclure le sodium de leurs feuilles , le rapport Potassium/ Sodium est toujours plus élevé dans les parties aériennes que dans les racines (SUTCLIFFE, 1957).

On s'est interrogé sur la nature de cette régulation chez les espèces dont les parties aériennes n'excrètent pas de sels et qui ne réalisent pas un effet de dilution important en augmentant considérablement leur succulence (GREENWAY, GUNN et THOMAS, 1966).

Le transport du sodium, comme celui du potassium, est assuré à la fois par des mécanismes actifs, qui semblent "préférer" le potassium, et, surtout aux fortes concentrations (de l'ordre de 60 méquiv/l Na^+), par des mécanismes passifs, beaucoup moins sélectifs que les premiers (JACOBY, 1964; PITMAN , 1965).

BANGE et VAN VLIET (1961) se placent dans le cadre de l'hypothèse des deux mécanismes d'absorption distincts, localisés l'un au niveau du plasmalemma, l'autre du tonoplasme, et admettent la conception d'ARISZ (1956) d'un transport par le symplasma. Le processus actif de transport vers le xylème dépendrait donc du premier mécanisme, qui, nous l'avons vu, "préfère," de beaucoup le potassium , d'où la sélectivité observée. Plusieurs années après, on retrouve une interprétation analogue chez LÜTTGE et LATIES (1966).

PITMAN (1965) remarque que, dans ce processus de transport actif, la possibilité d'un couplage anion-cation n'est pas exclue (SMITH, 1967, envisage l'existence d'un couplage sodium-chlore chez Nitella translucens). La sélection du potassium par rapport au sodium pourrait alors être déterminée soit par un système assurant ultérieurement l'expulsion du sodium, soit par une différence de

perméabilité à l'égard du potassium et du sodium de la membrane traversée par l'anion (BRIGGS, 1965).

Toute tentative générale d'interprétation doit tenir compte des faits établis au cours des dernières années :

- chez le Haricot, les feuilles ne contiennent toujours que de très faibles quantités de sodium, que la concentration en sodium du milieu soit forte ou faible (WALLACE et HEMAIDAN, 1963).

- chez les espèces, telles que le Haricot, qui tendent à exclure le sodium de leurs feuilles, l'abaissement de température, l'obscurité, la présence d'inhibiteurs très divers (DNP, Na N_2 , chloramphenicol , etc) facilitent le transport du sodium vers les parties aériennes (PEARSON, 1962, 1964, 1967; WALLACE, 1963).

- chez le Haricot, comme chez la Courge, on observe des mouvements de retour du sodium; ce phénomène n'a pu être mis en évidence pour le potassium (WALLACE, 1963; COOIL, de la FUENTE et de la PENA, 1965). Mesurant l'absorption du sodium dans des feuilles de Haricot, WALLACE (1963) a obtenu des courbes en dents de scie qui pourraient indiquer une circulation de cet élément, correspondant un peu à l'idée que s'en faisaient BARBIER et CHABANNES (1951) .

Une "pompe" couplant l'entrée du potassium et la sortie du sodium, telle que celle qui existe, nous l'avons vu, dans les cellules animales et certaines cellules végétales, permettrait une interprétation satisfaisante de bon nombre des faits observés. WALLACE pensait même, en 1963, que ce type de couplage pourrait fournir aussi une explication de certains des phénomènes de synergisme potassium-sodium qu'on peut rencontrer.

B- CHLORE.

L'absorption du chlore par la racine, comme son transport vers les parties aériennes, mettent en jeu des processus passifs et actifs.

L'absorption par les tissus méristématiques non vacuolisés des pointes de racines de Maïs serait indépendante du métabolisme (HANDLEY et OVERSTREET , 1961).

HODGES et VAADIA (1964_{1,2 et 3}) et RANEY et VAADIA (1965) ont montré en recueillant et analysant l'exudat de racines excisées d'Orge, comment les quantités accumulées et transportées et leur répartition entre racines et parties aériennes, dépendaient à la fois des concentrations externes et internes en chlore.

Chez la jeune plante d'Orge, GREENWAY (1965) a montré que la part de l'absorption sensible à la température et aux inhibiteurs atteint un maximum pour une concentration de 10 méquiv/l dans le milieu et n'augmente plus guère quand la concentration croît au delà de cette valeur. L'absorption passive , en revanche, augmente de façon linéaire avec la concentration en chlore du milieu ; à 50 méquiv/l, elle représente 40 à 60% de l'absorption totale, à 150 méquiv/l 70 à 80%.

Pour l'école d'EPSTEIN, l'absorption active du chlore dépendrait de deux mécanismes, le second étant peu sélectif, comme le mécanisme correspondant dans le cas des cations alcalins (ELZAM, RAINS et EPSTEIN, 1964; ELZAM, 1966; RAINS et EPSTEIN, 1967,¹ et 2).

L'action de la lumière sur l'absorption du chlore a été étudiée chez les algues et chez l'Elodea (JESCHKE, 1967 ; BARBER, 1968₂). RAVEN (1967) a montré qu'à la lumière, chez Hydrodictyon africanum, l'absorption active du chlore dépendait d'une autre source d'énergie que celle utilisée pour le sodium (c'est-à-dire l'ATP produit par la photo-phosphorylation cyclique).

Contrairement à ce qu'on trouve pour le sodium, le taux du chlore est souvent plus élevé dans les parties aériennes que dans les racines (ARNOLD, 1955) .

C - CONCLUSIONS.

L'absorption et le transport du sodium et du chlore , comme des autres éléments, dépendent de mécanismes passifs et actifs superposés qu'on commence à savoir "démontrer" dans quelques cas plus ou moins particuliers. Ils apparaissent plus complexes et plus divers que ne l'admettait les schémas tracés il y a dix ou quinze ans.

Les modèles qu'on peut proposer doivent tenir compte de la diversité des comportements des différents types de cellules, de la multiplicité des sources d'énergie intervenant dans le transport actif, des interventions indirectes du métabolisme. Il s'écoulera encore de longues années avant qu'on puisse esquisser une description physique et chimique détaillée de l'ensemble des phénomènes tels qu'ils s'enchaînent dans une plante supérieure entière.

III - EFFETS SUR L'ACTIVITE ET LE METABOLISME RESPIRATOIRE DES SELS PRESENTS DANS LES MILIEUX SALES NATURELS ET PLUS SPECIALEMENT DU CHLORURE DE SODIUM.

Parmi les études les plus importantes faites depuis une dizaine d'années sur le métabolisme des plantes cultivées en milieu salé, plusieurs ont été consacrées à la respiration.

D'une part, on pouvait présumer que l'accumulation des sels, associée au maintien d'une pression osmotique interne élevée, devaient entraîner des besoins et des dépenses énergétiques plus importants que chez les témoins.

D'autre part on connaissait déjà les modifications caractéristiques du métabolisme respiratoire provoquées par les agressions les plus diverses (carences minérales, chocs osmotiques, sécheresse, blessures, vieillissement, infections parasitaires, traitements chimiques).

A- ACTIVITE RESPIRATOIRE DE PLANTES ENTIERES OU DE FRAGMENTS D'ORGANES.

Des résultats plus ou moins contradictoires ont été obtenus.

L'activité respiratoire diminue par rapport au témoin chez de jeunes plantules entières (un à quatre jours) de Blé ou de Pois chiche quand on les fait germer en présence de sulfate de sodium (SARIN et RAO, 1958) ou de chlorure de sodium (BHARDWAJ et RAO, 1960).

Il en va de même pour les extrémités de racines de plantules de Pois cultivées pendant quelques jours en présence de chlorure ou de sulfate de sodium ; la consommation d'oxygène, qu'on l'appécie en présence ou en absence de glucose exogène, est d'autant plus faible que le milieu est plus riche en sels (pression osmotique de la solution : 0,5 à 5 atm) (PORATH et POLJAKOFF-MAYBER, 1964 et 1968).

Dans d'autres cas au contraire on a observé une stimulation de la respiration chez des plantes cultivées en présence de chlorure de sodium : sur des fragments de feuilles de douze espèces différentes, après trois mois de traitement, la stimulation étant plus marqué chez les espèces dont la croissance était plus sévèrement réduite

(NIEMAN, 1962) ; sur des plantules entières de Maïs (ABDEL-WAHAB, HASSAN, MEGAHID et SOBHY, 1965) ; sur des feuilles , des tiges et des racines de Pois cultivés pendant trois à dix jours sur une solution nutritive additionnée de 4,5 g de chlorure de sodium par litre (LIVNE et LEVIN, 1967).

Quand on augmente la concentration en chlorure de sodium au delà de certaines limites, la stimulation diminue, puis disparaît (ABDEL-WAHAB, HASSAN , MEGAHID et SOBHY, 1965).

Dans les mêmes conditions expérimentales, il y peut y avoir stimulation chez certaines espèces et diminution chez d'autres (POKROVSKAIA, 1958) , comme c'est le cas pour certains animaux inférieurs marins (VAN WINKLE, 1968).

Ce ne sont cependant pas ces considérations qui expliquent les résultats contradictoires obtenus sur la racine de Pois par PORATH et POLJAKOFF-MAYBER (1964) d'une part et par LIVNE et LEVIN (1967) de l'autre, mais plutôt les conditions expérimentales . En effet, l'intensité de la respiration de fragments de racines semble diminuer après plusieurs heures d'incubation dans un milieu aéré. Cette diminution est plus rapide chez les plantes provenant d'un milieu salé. Ce qui pourrait expliquer les résultats de PORATH et POLJAKOFF-MAYBER qui ne mesurent l'absorption d'oxygène qu'après plusieurs heures d'incubation contrairement à ce qu'on fait LIVNE et LEVIN.

Ces derniers auteurs ont montré, en mesurant l'absorption d'oxygène par la méthode de Warburg , que, chez les jeunes plantes de Pois :

a) L'addition de chlorure de sodium au milieu de culture augmente l'activité respiratoire des feuilles d'un tiers environ, que les résultats soient exprimés par rapport au poids de matière fraîche ou sèche ou par rapport aux protéines. Cette différence se maintient même après le moment où les taux du sodium et du chlore internes atteignent un palier.

b) L'augmentation de l'activité respiratoire par rapport au témoin est plus faible dans les tiges et les racines que dans les feuilles (10 à 15%).

c) Ces différences ne sont pas seulement un effet de la réduction de croissance comme l'indiquent les résultats individuels obtenus sur des plantes de taille différente.

d) Elles sont de même signe et de même importance chez des plantes vertes et des plantes étiolées et ne peuvent donc être mises en relation directe avec une diminution de l'activité photosynthétique.

B - MODIFICATIONS DU METABOLISME RESPIRATOIRE.

1) Travaux faits sur fragments d'organes.

Poussant plus loin leurs investigations, LIVNE et LEVIN (1967) ont constaté que le DNP exerce un effet de stimulation sur la respiration des feuilles des Pois traités comme des Pois témoins. La stimulation maxima est induite par une dose de DNP un peu plus faible chez les plantes de milieu salé ; elle est un peu plus forte que chez les témoins. Le rapport entre la respiration des plantes traitées et celle du témoin est cependant peu différent en présence et en absence de DNP. Le couplage respiration-phosphorylation pourrait donc limiter dans les deux cas l'activité respiratoire, mais les indications fournies par l'emploi du DNP sont d'interprétation délicate quand elles ne sont pas accompagnées par d'autres données métaboliques (LANCE, 1963; HARTMANN, 1966).

PORATH et POLJAKOFF-MAYBER (1964,1968) , travaillant sur des pointes de racines (longueur = 1 cm) de plantules de Pois germés en présence de chlorure ou de sulfate de sodium, ont montré que :

a) Les deux sels diminuent la consommation du glucose externe et modifient le métabolisme respiratoire par rapport au témoin.

b) Dans les racines mises en présence de chlorure , la libération du gaz carbonique diminue sur le carbone 6 du glucose, mais pas sur le carbone 1. En présence de sulfate, la diminution porte également sur les deux carbones . On peut en conclure que l'importance relative du cycle des pentoses augmente en présence du chlorure, mais non du sulfate de sodium.

c) En ce qui concerne les enzymes de la glycolyse, on note une diminution d'activité de la fructokinase, de la triosephosphate-isomérase et de la pyruvate-kinase en présence des deux sels. L'activité de la glucosephosphate-isomérase

n'est pas affectée par le sulfate, mais augmente considérablement (plus de dix fois) en présence de chlorure.

d) En ce qui concerne les enzymes de la voie des pentoses, l'activité de la phosphogluconate-deshydrogénase n'est pas affectée.

La glucose 6-phosphate-deshydrogénase est présente dans les mitochondries comme dans la fraction soluble de l'extrait. Cette dernière fonctionnerait avec NAD comme avec NADP. Les deux sels augmentent l'activité liée à NADP dans la fraction soluble.

e) En ce qui concerne les enzymes du cycle de Krebs, l'activité de la deshydrogénase malique diminue.

2) Travaux faits sur mitochondries isolées.

LIVNE et LEVIN (1967), corroborant ainsi les résultats obtenus in vivo, ont montré que les mitochondries isolées à partir des Pois cultivés en présence de chlorure de sodium ont un taux de respiration plus élevé que celui des témoins (substrat : succinate , α - cétooglutarate ou mélange des deux).

Le chlorure de sodium n'ayant qu'un effet négligeable sur le rapport Phosphate estérifié / Oxygène consommé (P/O) , on pouvait en déduire que le potentiel de phosphorylation est plus élevé chez les plantes traitées.

Cette activité mitochondriale plus intense ne pouvait être attribuée à la concentration ionique plus forte des extraits, en effet :

a) l'influence exercée par le chlorure de sodium au cours de la croissance ne peut être remplacée par une action de ce sel quand on l'apporte au cours de la préparation des mitochondries témoins ;

b) après deux lavages successifs, les mitochondries des plantes traitées et des plantes témoins ont des teneurs en sodium et en chlore extrêmement faibles et comparables; leurs activités respiratoires restent cependant très différentes.

Dans les expériences de LIVNE et LEVIN, il est possible que l'action du chlorure de sodium apporté au cours ou après la préparation des mitochondries ait été

marquée par le potassium présent dans les milieux utilisés.

SHAH et WEDDING (1968) ont isolé des mitochondries de Brassica rapa, cultivé sur sol non salé. L'activité oxydative a été mesurée en présence de succinate, par la méthode de Warburg, pour une gamme de concentrations en chlorure de sodium, pendant trente minutes, après dix minutes d'équilibration du système. La figure 3 rend compte des résultats obtenus. L'absorption d'oxygène augmente légèrement jusqu'à la concentration de 10^{-3} M NaCl, puis diminue. L'augmentation est beaucoup plus marquée pour la phosphorylation; à 10^{-3} M NaCl, la formation d'ATP est augmentée de 70% relativement au témoin. Le rapport P/O passe de 0,73 pour le témoin, à 1,11 pour 10^{-3} M NaCl et retombe à 0,67 pour 10^{-1} M NaCl.

En présence de chlorure de potassium, le tracé des courbes est comparable, mais les stimulations sont moins marquées. En présence de chlorures de potassium et de sodium, une concentration constante de 10^{-3} ou 10^{-2} M KCl masque complètement l'effet du chlorure de sodium quand on en fait varier la concentration entre 10^{-5} et 10^{-1} M.

Le sulfate de sodium a la même action que le chlorure de sodium.

Les deux phosphorylations qui sont reliées à l'oxydation du succinate, l'une dépendant de la réduction du ferricytochrome c, l'autre de l'oxydation du ferrocytochrome c ont été isolées expérimentalement en utilisant les substrats et les inhibiteurs appropriés. Quand le premier site est seul en cause, le rapport P/O passe de 0,31 pour le témoin à 0,75 pour 10^{-3} M NaCl et s'abaisse à 0,25 pour 10^{-1} M. Pour le second site, P/O passe de 0,91 pour le témoin à 0,57 pour 10^{-3} M NaCl et 0,83 pour 10^{-1} . L'effet observé quand les deux sites opèrent ensemble doit être la somme des effets du chlorure de sodium sur les deux sites pris séparément.

Il ne semble pas qu'il s'agisse ici seulement d'une action sur l'ATP-ase activée par le sodium et le potassium. SHAH et WEDDING pensent que les cations n'exercent sans doute pas leur influence seulement sur l'enzyme, mais agissent sur l'architecture des mitochondries.

3) Travaux faits sur les enzymes purifiées.

L'action des ions, en particulier celle des cations alcalins, sur de nombreuses enzymes des chaînes respiratoires est connue (EVANS et SORGER, 1966; LATZKO, 1968).

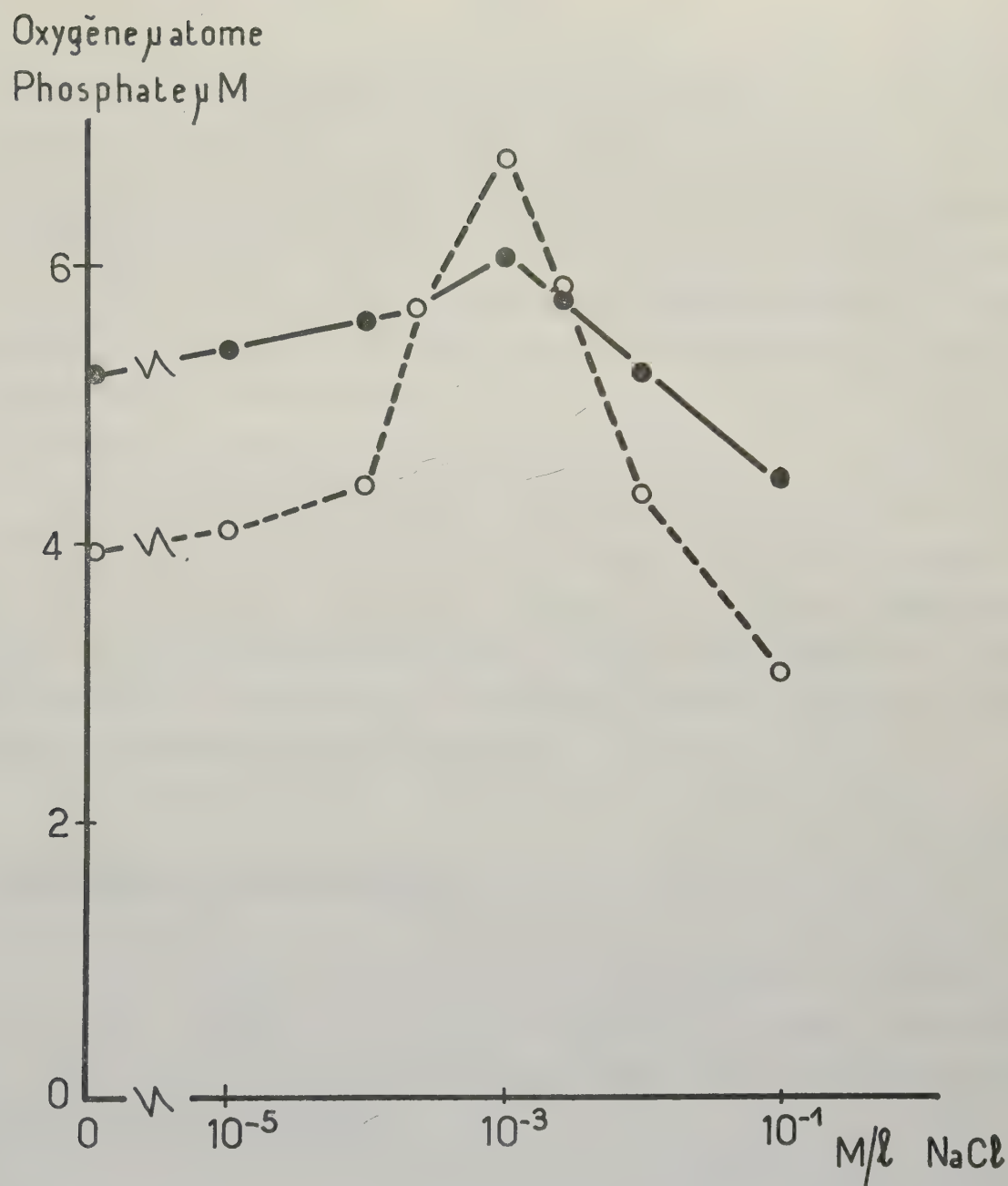


Fig. 3.- Oxydation du succinate et phosphorylation couplée dans les mitochondries de *Brassica rapa* en fonction de la concentration en chlorure de sodium du milieu réactionnel. (● = oxygène absorbé en μ atome pour 30 minutes ; ○ = phosphate estérifié en μ atome pour 30 minutes).

(d'après SHAH et WEDDING, 1968).

L'action du chlorure de sodium a été particulièrement étudiée sur la deshydrogénase malique. HIATT et EVANS (1960), sur l'enzyme purifiée de feuilles d'Epinard, ont montré qu'à pH 7, l'activité augmente en fonction de la concentration du chlorure de sodium. Elle est le double de celle du témoin pour 0,04 M NaCl. WEIMBERG (1967) paraît être le premier à envisager l'étude des propriétés de cette enzyme isolée à partir de plantes cultivées sur différents milieux salés. Seuls les résultats préliminaires relatifs à une isozyme de la deshydrogénase malique isolée à partir de graines de Pois, imbibées dans l'eau, sont actuellement publiés. L'activité croît en fonction de la concentration en chlorure de sodium jusqu'à 0,02 M. Les concentrations plus fortes sont inhibitrices. Le chlorure de sodium augmente la vitesse maxima apparente de la réaction et diminue l'affinité de l'oxalacétate (mais non du DPNH) pour l'enzyme. Aux concentrations du chlorure de sodium qui inhibent la réduction de l'oxalacétate, la cinétique est celle d'une inhibition compétitive. L'effet de l'ion sodium n'est pas spécifique, d'autres cations monovalents exercent des effets similaires. Le mécanisme de l'inhibition compétitive intervenant dans l'association enzyme-substrat n'est pas connu.

C - INTERVENTION DE DIVERS FACTEURS.

Les travaux que nous venons de passer en revue envisagent l'effet des sels sur la respiration au niveau de leur action directe sur les enzymes des chaînes respiratoires ou les mitochondries. Des possibilités d'intervention moins directe doivent cependant être envisagées.

1) Respiration liée à l'absorption et à l'accumulation des éléments.

On sait depuis une trentaine d'années que l'absorption des sels par un tissu végétal s'accompagne d'une stimulation de la respiration et plus précisément de la partie de la respiration sensible au cyanure (LUNDEGARDH et BURSTRÖM, 1935; ROBERTSON et TURNER, 1945; ROBERTSON et WILKINS, 1948; LUNDEGARDH, 1954).

Cherchant à préciser le phénomène, HANDLEY et OVERSTREET (1955) ont montré, sur racines d'Orge excisées que le rapport Anions absorbés / Oxygène consommé aug-

mente avec la concentration des sels du milieu et que le potassium et le sodium stimulent fortement la respiration, alors que le calcium, le magnésium et le brome n'ont que peu ou pas d'action.

Ils en ont conclu que :

a) La stimulation de la respiration peut être le fait de l'absorption soit des cations, soit des anions, soit des deux à la fois; elle n'est pas uniquement liée à l'absorption de l'un ou de l'autre .

b) Le processus d'absorption n'est pas obligatoirement associé à l'augmentation de la respiration; la présence de certains ions affecte la respiration après que l'absorption a eu lieu.

c) L'absorption de certains ions semble ne pas avoir d'effet stimulant sur la respiration.

d) On ne peut établir aucune relation entre la quantité de n'importe quel ion absorbé et l'accroissement de la respiration par rapport à sa valeur dans l'eau distillée.

Ultérieurement , les mêmes auteurs (HANDLEY et OVERSTREET, 1962) ont mesuré l'activité respiratoire de fragments de racines de Maïs (parties avec et sans vacuoles de la pointe) plongés soit dans l'eau, soit dans des solutions 0,005 et 0,010 N de chlorure de sodium ou de calcium. Dans les deux types de tissu, le chlorure de calcium stimule nettement la respiration, alors que le chlorure de sodium n'a aucune action. Il peut donc y avoir d'une part stimulation en l'absence d'accumulation métabolique (tissu sans vacuoles dans CaCl_2), d'autre part accumulation active sans effet significatif sur l'intensité respiratoire (tissu vacuolisé dans NaCl). Dans ces expériences, l'absence de stimulation en présence de sodium peut s'expliquer par un effet dépressif sur le calcium.

Les résultats d'EPPLEY (1960), obtenus sur un matériel très particulier, l'algue rouge Porphyra perforata, qui possède un mécanisme de couplage entrée du potassium-sortie du sodium, corroborent cependant ceux de HANDLEY et OVERSTREET pour établir que l'effet des cations sur la respiration est indépendant de l'accumulation (l'effet de l'ion sodium , dans ce cas , s'exerce à la fois sur les phosphorylations oxydatives et le transport d'électrons).

Tout ceci montre bien, s'il en est besoin, qu'il n'existe pas de relation directe et simple entre l'absorption et l'accumulation des éléments d'une part, et la respiration de l'autre.

2) Pression osmotique. Teneur en eau.

La respiration des plantes réagit presque instantanément aux gains et aux pertes d'eau.

On a souvent démontré la relation entre la respiration, l'absorption d'eau et le maintien du pouvoir de rétention (SANTOLOV, 1965).

Quand la pression osmotique du milieu augmente, l'activité respiratoire tend à augmenter, d'une manière plus ou moins durable suivant les conditions expérimentales (CARLIER, 1963 et 1966 ; JARVIS et JARVIS, 1965 ; FRANKOVA et KOLEK, 1967).

La déshydratation, comme l'absorption active d'eau, s'accompagne en général d'une activité respiratoire accrue. Au cours de la fanaison, chez la Tomate, l'intensité respiratoire des feuilles intactes comme celle des mitochondries isolées augmente (GENKEL, BADANOVA et ANDREEVA, 1967).

Le métabolisme respiratoire est profondément modifié (voies de la dégradation des glucides, couplage d'oxydation-phosphorylation), de manière différente suivant les espèces (ZHOLKEVICH et ROGACHEVA, 1967).

Parmi les modifications biochimiques qui accompagnent les changements d'état hydrique, il est difficile de distinguer celles qui provoquent les réactions respiratoires et celles qui en résultent (CARLIER, 1966). Les variations des composés phosphorylés associés aux variations de l'eau en seraient la conséquence et non la cause (WILSON et HUFFACKER, 1964 ; ZHOLKEVICH et ROGACHEVA, 1963).

3) Taux des composés phosphorylés.

L'intensité respiratoire peut être limitée par le taux d'ADP de la cellule. Un taux élevé d'ADP, permettant une synthèse active d'ATP, peut stimuler la respiration. Inversement, des disponibilités réduites en accepteur de phosphore riche en énergie limiteront la respiration.

Dans certains cas, on a cherché aussi à expliquer les variations d'activité respiratoire par la présence d'un facteur capable de découpler les oxydations respiratoires et les phosphorylations.

Il semble n'exister aucune donnée sur le métabolisme des nucléotides adénilyques phosphorés chez les plantes supérieures vivant en milieu salé.

4) Taux des substrats de la respiration.

L'augmentation ou la diminution du taux d'un ou plusieurs substrats susceptibles d'être dégradés peuvent être à l'origine de variations de l'intensité respiratoire (MOYSE, 1947).

a) Glucides.

BOIKO et MATUKHIN (1959,1960) ont signalé une augmentation du taux des glucides solubles dans les racines de diverses plantes cultivées depuis plusieurs années en milieu salé; leur activité respiratoire augmentait également.

D'autres auteurs ont observé que le taux des glucides réducteurs en particulier du glucose, est souvent plus faible chez les plantes vivant en milieu salé (STROGONOV, IVANITSKAIA et CHERNIADEVE, 1956; AKOPIAN, 1957 et 1958; LAPINA, 1967).

Par ailleurs , on sait que la tendance à l'hydrolyse des glucides, toujours observée en cas de carence en potassium, est encore renforcée en présence de chlore (BÜCHNER, 1951).

b) Acides organiques.

Quand les cations sont absorbés en excès par rapport aux anions minéraux qui les accompagnent, une partie de ces cations s'associe à des anions organiques. Ceux-ci doivent, ou bien être soustraits à d'autres fonctions métaboliques, ou bien être synthétisés en plus grande quantité (JACOBSON et ORDIN, 1954). Beaucoup de tissus semblent répondre par une synthèse plus active, la nature du ou des acides produits en plus

grande quantité (surtout oxalique, malique ou citrique) dépendant de l'espèce, de l'organe et de la nature du ou des cations en excès (ULRICH, 1941; COOIL, 1948; GILBERT, SHEAR et GROPP, 1951; RASMUSSEN et SMITH, 1961; SPLITTSTOESSER et BEEVERS, 1964; Mac DONALD et LATIES, 1964). Le mécanisme de ce type de réponse est complexe et encore mal élucidé (HANNAPEL, 1966; TORII et LATIES, 1966). TORII et LATIES (1966) ont essayé de montrer que cette synthèse d'acides organiques était déclenchée par le passage des cations excédentaires dans la vacuole.

Il n'est pas impossible que ce mécanisme puisse entrer en jeu dans certains cas chez des plantes vivant en milieu salé.

On sait jusqu'à présent peu de chose sur le métabolisme des acides organiques chez ces plantes.

BRIENS (1965) a montré en cultivant une halophyte, Suaeda macrocarpa, en solution nutritive que la présence de quantités croissantes de chlorure de sodium dans le milieu entraîne une augmentation de l'acidité totale, une accumulation d'anions minéraux et une diminution du taux des acides organiques, malique et citrique en particulier.

LAPINA (1967), sur Maricot, a observé, en présence de chlorure de sodium, une augmentation du taux des acides oxalo-acétique, α - céto-glutarique et pyruvique, augmentation qui peut être mise en relation soit avec une utilisation réduite de ces acides dans les synthèses (on sait que le métabolisme azoté est profondément perturbé en milieu salé), soit avec l'augmentation de la pression osmotique interne, ce qui rejoint l'hypothèse formulée par KHOURI (1966), d'après ses résultats obtenus sur Betterave.

D - CONCLUSIONS.

Les faits ne sont pas encore clairement établis en ce qui concerne la respiration des plantes cultivées en milieu salé. Il est cependant très probable que, chez certaines espèces tout au moins, il y ait stimulation dans certaines limites de concentrations. Il est certain qu'en présence de chlorure ou de sulfate de sodium l'activité comme les voies du métabolisme respiratoires sont modifiées.

Ces modifications ne peuvent être que très partiellement expliquées par une absorption et une accumulation accrues d'éléments, par les effets de la pression osmotique ou de l'hydratation, par l'augmentation éventuelle du taux de certains subs-

trats.

Il semble que la présence de chlorure ou de sulfate de sodium exerce sur certaines enzymes respiratoires et sur les mitochondries, non seulement un effet à court terme, comme on l'a abondamment montré, mais aussi un effet à long terme capable de les modifier profondément et durablement.

Les conséquences que peuvent avoir ces effets pour l'adaptation des plantes aux milieux salés sont d'autant plus difficiles à établir qu'on ignore tout, dans ce cas particulier, du métabolisme des composés phosphorylés riches en énergie.

TECHNIQUES ANALYTIQUES ET METHODES

I - ETUDE DU SOL.

Tous les résultats dont nous faisons état en ce qui concerne le sol ont été obtenus et nous ont été communiqués par les laboratoires de Chimie et de Physique du sol du CRUESI (UNESCO, Tunis).

Pour ne pas alourdir notre texte, nous renvoyons à la brochure où sont exposées les techniques utilisées (OLLAT et BECVAROVA, 1967).

II - MESURE DU DEFICIT DE SATURATION HYDRIQUE, DE LA FORCE DE SUCCION ET DE LA PRESSION OSMOTIQUE.A- DEFICIT DE SATURATION HYDRIQUE.

Le déficit de saturation hydrique a été apprécié par la méthode de STOCKER (1929), sur des échantillons comprenant chacun six feuilles adultes choisies parmi celles venant d'atteindre leur complet développement.

La saturation était réalisée par trempage du pétiole dans l'eau, à l'obscurité, sous cloche, pendant vingt quatre heures.

B- FORCE DE SUCCION.

La force de succion a été mesurée par la méthode densimétrique de CHARDAKOV (1953), sur des échantillons comprenant chacun quinze rondelles (diam. 7 mm) découpées dans des feuilles adultes, choisies parmi celles venant d'atteindre leur complet développement.

C- PRESSION OSMOTIQUE.

Les organes récoltés ont été immédiatement congelés par immersion dans l'azote liquide, puis broyés au mortier, sur Carboglace, en présence de sable fin.

Le suc cellulaire a été séparé du résidu par centrifugation à 2°C (40 000 g, 20 minutes).

L'abaissement cryoscopique a été mesuré dans le surnageant par la méthode du thermocouple électrique (KHOURI, 1966) : lorsque les points de jonction entre deux métaux différents sont à des températures différentes, il y a production d'une force électromotrice à travers le circuit créé, proportionnelle à la différence de température des deux soudures. La soudure de référence est plongée dans la glace fondante ; la soudure de mesure dans le liquide dont on veut mesurer l'abaissement cryoscopique. Les valeurs de la pression osmotique du suc cellulaire sont obtenues par comparaison avec une courbe de référence expérimentale (mesures faites sur des solutions de saccharose de concentrations connues).

La force électromotrice a été mesurée au moyen d'un potentiomètre " Stablindex " (SEFRAM, Type SPV 4 SD).

Cette méthode a l'avantage de n'exiger que des quantités très faibles de liquide (< 1 ml).

III- DOSAGE DES ELEMENTS MINERAUX DANS LA MATIERE VEGETALE.

Les plantes ont été séchées à l'étuve entre 70 et 80° , puis réduites en poudre dans un broyeur à billes (DANGOUMEAU).

Dans les échantillons cultivés au champ, l'azote total a été dosé par la méthode de MAUME, BOUAT et DULAC ; le phosphore par spectrophotométrie du complexe formé avec le nitro-vanado-molybdate d'ammonium ; le soufre par turbidimétrie, après précipitation sous forme de sulfate de baryum ; le magnésium par complexométrie (dosage de la somme calcium + magnésium par titrage au Versénate en présence de Noir d'Eriochrome T). Nous ne nous étendons pas sur ces techniques, déjà décrites et que nous n'avons en rien modifiées (SCHEIDECKER, 1964).

A- POTASSIUM, SODIUM, CALCIUM (PINTA, 1967).1) Destruction de la matière organique.

Les dosages du potassium, du sodium et du calcium ont été faits sur le produit d'une attaque nitroperchlorique.

Mode opératoire : - Introduire dans un matras de 100 ml, 100 mg de matière végétale sèche + 10 ml d'acide nitroperchlorique (65% NO_3H , $d = 1,38$; 35% ClO_4H à 70% , $d = 1,67$).

- Chauffer légèrement jusqu'à la fin du dégagement des vapeurs nitreuses (10 minutes environ), puis augmenter l'intensité de chauffe. Amener à sec . Refroidir.

- Rincer le col du matras à l'eau. Amener à sec. Refroidir.
- Reprendre le résidu avec ClH 1% .
- Amener à 25 ml avec ClH 1%.

2) Dosage.

Le potassium, le sodium et le calcium ont été dosés par photométrie de flamme (Photomètre EPPENDORF).

Mode opératoire : - Diluer la solution de reprise chlorhydrique du produit de l'attaque de façon à avoir une concentration de : 10 à 100 γ / ml de K.

5 à 30	"	Na
5 à 30	"	Ca

Pour toutes les dilutions utiliser ClH 1%.

- Passer dans la flamme du photomètre :

K	:	Flamme air - butane	:	Radiation	766 nm
Na	:	"	- acétylène:	"	589 "
Ca	:	"	- " :	"	620 "

(Séparation par filtre optique: détecteur équipé d'un photomultiplicateur d'électrons; mesure par galvanomètre à miroir).

- En déduire la concentration en potassium, sodium et calcium par comparaison avec une courbe de référence (toutes les solutions étalons sont préparées avec ClH 1%).

Quand on analyse des plantes cultivées sur milieu salé, la présence de quantités importantes de sodium et de chlore pose des problèmes particuliers d'interférences lors du dosage du potassium et du calcium. L'introduction systématique de quantités suffisantes de chlore dans toutes les solutions, étalons compris, élimine l'effet perturbateur du chlore présent dans certains échantillons. Des courbes expérimentales de référence traduisant l'influence du sodium, en fonction de sa propre concentration et de celle du calcium, sur le dosage de ce dernier permettent de corriger l'erreur due à cette interférence.

B - CHLORE (BINET, 1962; DIDIER DE SAINT-AMAND, 1965).

1) Destruction de la matière organique.

Mode opératoire: - Introduire 200 à 400 mg , suivant teneur en chlore, de matière végétale sèche dans des creusets de nickel.

- Ajouter une quantité de CaO correspondant au quart du poids de matière végétale. Triturer avec un peu d'eau pour former une pâte (utiliser de petits agitateurs en verre Pyrex et les laisser dans les creusets).

- Evaporer à sec sur plaque chauffante.

- Calciner au four à 400° (8 à 12 heures).

- Reprendre les cendres à l'eau chaude. Filtrer (Filtres Durieux, Bande bleue). Rincer.

- Remettre les creusets avec les filtres du four, 30 minutes à 200°, puis 12 heures à 450°.

- Refroidir. Reprendre par NO_3H 6 N jusqu'à dissolution complète des cendres. Filtrer (en joignant au filtrat précédent).

- Chaque dosage est fait sur la totalité du produit d'une calcination.

2) Dosage.

Le chlore a été dosé par la méthode CHARPENTIER-VOLHARD : en milieu nitrique, le chlore est précipité sous forme de chlorure d'argent par un excès connu de nitrate d'argent ; on titre en retour l'excès de nitrate d'argent par le sulfo-cyanure d'ammonium.

IV- MESURES DE RADIOACTIVITE.

Les mesures de radioactivité ont été faites au moyen d'un ensemble de comptage Intertechnique RA 15 (compteurs à circulation de gaz, argon-méthane à bas bruit de fond et fonctionnant en régime proportionnel ; fenêtre : $900 \mu\text{g} / \text{cm}^2$ passeur d'échantillons automatique permettant d'utiliser des coupelles de 30 à 80 mm de diamètre).

Les radioéléments suivants ont été utilisés : Chlore 36, Potassium 42, Sodium 24, Calcium 45.

Aucun problème d'auto-absorption ne se posant dans le cas des trois premiers, les comptages ont été faits directement sur le matériel végétal sec , finement broyé. La poudre obtenue était régulièrement étalée dans la coupelle de comptage avec quelques gouttes d'alcool à 95°, Les coupelles ainsi préparées étaient séchées sous lampe à infra-rouge avant comptage, à l'étuve après comptage (pour détermination du poids exact de l'échantillon). Chaque coupelle contenait la totalité de la matière sèche correspondant soit aux racines, soit aux parties aériennes d'une seule plante.

Le chlore 36 contenant des traces de soufre 35 (2%), nous avons utilisé lors du comptage de cet élément un écran d'aluminium ($12 \text{ mg} / \text{cm}^2$) pour arrêter le rayonnement β mou du soufre.

Dans le cas du calcium, pour éviter les erreurs dues aux phénomènes d'auto-absorption à l'intérieur des échantillons, les comptages ont été faits, après attaque nitro-perchlorique de la matière végétale sèche broyée sur le produit de reprise chlorhydrique du résidu de l'attaque (1 ml de liquide par coupelle ; évaporation sous lampe à infra-rouge; deux coupelles par échantillon, c'est-à-dire par catégorie d'organes et par plante).

En règle générale, les comptages ont porté sur dix mille coups.

Seuls les échantillons très faiblement radioactifs ont fait l'objet de comptages d'une durée uniforme d'une heure (éléments à période longue : ^{36}Cl et ^{45}Ca) ou de vingt minutes (éléments à période courte : ^{42}K et ^{24}Na).

Le résidu sec de quantités connues de solutions nutritives marquées a également fait l'objet de comptages de radioactivité. Le taux de radioactivité de ces solutions et les quantités d'éléments qu'elles contenaient étant exactement connus, il a été possible de traduire en poids d'éléments totaux les résultats exprimés en coups par minute et par milligramme de matière sèche.

V- MESURE DE L'INTENSITE ET DU QUOTIENT RESPIRATOIRES.

Les mesures d'activité respiratoire ont été réalisées selon la technique manométrique de Warburg, d'après les méthodes décrites par UMBREIT, BURRIS et STAUFFER (1957).

Les mesures ont toujours été faites soit sur des plantes entières, quand leur taille le permettait, soit sur des organes excisés, mais intacts, de manière à éviter au maximum les traumatismes.

Dans le cas des mesures faites sur les racines, l'ensemble du système radical d'une plante était isolé par section du collet et plongé , après un rinçage rapide, dans la solution (15 ml) choisie comme milieu de mesure et contenue dans une grande fiole (60 ml) du type utilisé et décrit par LANCE (1963).

On a opéré de la même manière pour les plantes entières, en employant des fioles de même type, mais de plus grande capacité (80 ml) , équipées d'une plaquette perforée intérieure supportée par des ergots et destinée à maintenir les parties aériennes au dessus du liquide dans lequel baignent les racines.

Dans le cas des feuilles et des pousses sommitales, l'organe excisé était placé dans une fiole de type courant (15 ml env.) , le pétiole ou la tige plongeant dans 0,5 ml de la solution choisie comme milieu de mesure, contenue dans la cavité centrale du flacon (une seule feuille ou une seule pousse par fiole).

Les fioles étaient maintenues à l'obscurité, à 25°. Nous avons utilisé, conjointement ou successivement, trois modèles d'appareils BRAUN-MELSUNGEN (V 85, VL 85, P 85).

VI- DOSAGE DES GLUCIDES SOLUBLES.

1) Fixation.

Les organes récoltés ont été immédiatement congelés (congélateur à -30°C , trois à quatre heures) , puis lyophilisés. Le matériel lyophilisé était ensuite réduit en poudre dans un broyeur à billes.

2) Extraction.

La poudre obtenue était traitée à froid, d'abord par l'alcool à 75° , puis par l'alcool à 60° (durée de chaque opération : 10 minutes ; agitation mécanique).

L'alcool était ensuite évaporé sous vide, à 30°C , dans un évaporateur rotatif.

3) Défécation et Dosage.

La défécation a été faite à froid par le sulfate de zinc et la baryte saturée.

Les glucides réducteurs ont été dosés dans l'extrait obtenu, directement et après hydrolyse acide à chaud, par la méthode de SOMOGYI (qui permet de doser des quantités de glucides de l'ordre de $10\text{ }\mu\text{g}$ à 3 mg) (SOMOGYI, 1945).

Le principe en est le suivant : l'extrait contenant les glucides réducteurs est mis en contact d'une solution cuivrique ; l'oxyde cuivreux , formé par réduction, est réoxydé par l'iode libéré à partir d'un mélange d'iodate et d'iodure de potassium ; l'iode en excédent est dosé par l'hyposulfite de soude.

VII- DOSAGE DE L'ACIDITE TOTALE ET DE CERTAINS ACIDES CARBOXYLIQUES.

1) Fixation du matériel végétal.

Deux méthodes ont été utilisées :

a) La fixation par l'alcool bouillant (ROUX et LESANT, 1959) ; l'ébullition était maintenue pendant cinq minutes (Poids des échantillons: 5 g. env.).

b) La lyophilisation, après congélation préalable par passage au congélateur (-30°C ; trois à quatre heures) (Poids des échantillons : 1 g. env.).

2) Extraction, dosage de l'acidité totale et purification dans le cas du matériel fixé par l'alcool.

Le matériel fixé, broyé au mortier en présence d'alcool après décantation de l'alcool de fixation, est d'abord épuisé par l'alcool à 80° , à froid (une heure : agitation par barreau magnétique). L'alcool de fixation et l'alcool d'extraction sont réunis et évaporés (évaporateur rotatif ; 30°C , sous vide).

Le matériel végétal est ensuite épuisé deux fois par l'eau, à froid (une heure ; agitation par barreau magnétique). Les extraits aqueux sont concentrés dans le ballon contenant déjà le produit de l'extraction alcoolique. L'acidité libre est dosée sur une partie aliquote de ce premier extrait.

Le matériel végétal , déjà épuisé par l'alcool et l'eau, est alors traité par l'eau en présence d'une résine échangeuse de cations (Permutite 50, forme hydrogène) (une heure , agitation par barreau magnétique). Cette opération a pour but de libérer et d'extraire les acides présents sous forme de sels.

L'acidité de cette portion des acides est dosée sur une partie aliquote de ce second extrait.

La somme des acidités des deux extraits représente l'acidité totale soluble de l'échantillon.

Pour en éliminer les cations minéraux, les acides aminés et les glucides, les extraits obtenus sont passés, d'abord sur une résine échangeuse de cations (Permutite 50, forme hydrogène) , ensuite sur une résine échangeuse d'anions (Amberlite IRA 400, forme carbonate), qui retient les acides organiques. Ceux-ci sont élués par le carbonate d'ammonium et l'éluat amené à sec (évaporateur rotatif ; 30°C , sous vide).

3) Préparation du matériel lyophilisé.

Le matériel lyophilisé est broyé dans un broyeur à billes (DANGOUMEAU) . La poudre obtenue est utilisée pour une chromatographie directe, sans autre traitement

préalable que la préparation habituelle pour l'introduction dans la colonne.

Ce procédé est valable dans le cas de petits échantillons (RANSON, 1955).

4) Séparation, identification et dosage des différentes fractions acides.

Nous avons utilisé la méthode de chromatographie de partage sur silice telle qu'elle a été mise au point par BOVE et RAVEUX (RAVEUX et BOVE, 1957; J.BOVE, C.BOVE et RAVEUX, 1957).

Notre propos n'étant pas une étude approfondie des acides organiques, nous ne pouvions trop alourdir les manipulations qui s'y rapportaient en mettant en oeuvre parallèlement plusieurs méthodes de séparation (sur résine et sur silice), seul moyen pour obtenir, par chromatographie de partage sur colonne, une séparation satisfaisante de tous les acides carboxyliques non volatils de C_1 en C_6 (les acides volatils étant de toute manière beaucoup mieux séparés par chromatographie de partage gaz-liquide).

La chromatographie sur colonne de silice nous a semblé permettre la séparation plus efficace d'un plus grand nombre d'acides en une seule opération (RAVEUX et BOVE, 1957). De plus, l'acide malonique particulièrement abondant chez la Luzerne, se sépare très bien sur silice, ce qui ne paraît pas toujours le cas sur résine (ROUX et LESAIN, 1959).

Nous avons préparé les colonnes de silice et introduit les échantillons suivant les indications de RAVEUX et BOVE (1957) et utilisé comme phase mobile le mélange alcool butylique tertiaire-chloroforme.

Certaines fractions des extraits de racines ont été chromatographiées deux fois afin d'obtenir une meilleure séparation.

Les différentes fractions acides éluées, recueillies dans les tubes d'un collecteur (3 ml par tube), sont titrées, tube par tube, par la soude N/200 et les résultats de ces dosages reportés, classiquement, sur un graphique.

5) Identification des fractions acides séparées.

Les présomptions d'identification apportées par l'ordre de sortie, de la colonne ont été vérifiées par chromatographie sur couches minces, en présence de témoins, des différentes fractions séparées et recueillies.

Nous avons utilisé comme absorbant un mélange de deux parties de gel de silice H (MERCK) et d'une partie de poudre de cellulose MN 300 (MACHEREY èt NAGEL) , malaxées avec de l'eau ; comme système de solvants, soit un mélange n propanol- euca-lyptol-acide formique 98%, soit un mélange butanol-acide formique 90%-eau (ASSELINEAU, 1959) ; comme réactif de détection, le bleu de bromophénol.

Nous avons identifié ainsi les acides fumarique, succinique, malonique, oxalique, malique, citrique. Trois autres acides ont été séparés et dosés que nous n'avons pu identifier (désignés par X_1 , X_2 et X_3 , ils figurent sur les tableaux dans leur ordre de sortie de la colonne).

VIII- MESURE DE L'ACTIVITE DE LA GLUCOSE - 6 - PHOSPHATE DESHYDROGENASE ET DE LA MALATE DESHYDROGENASE.

1) Extraction.

Immédiatement après récolte, le matériel végétal frais, rapidement pesé, est d'abord broyé au mortier, puis dans un broyeur-homogénéiseur (type POTTER-ELVEHJEM), dans du tampon Tris, calculé de manière à ajuster le pH du broyat à 7,8 et contenant, par ml : 5 μ moles de $MgCl_2$ et 1 mg de polyéthylène-glycol.

En procédant ainsi, le broyage est très complet, on ne retrouve ni cellules, ni organites intacts (QUEIROZ, 1968).

On peut donc considérer, après centrifugation à 76000 g avoir extrait la totalité des enzymes solubles présents dans le cytoplasme et les organites cellulaires.

Toutes ces opérations sont conduites à une température comprise entre 2° et 4°C.

2) Mesure d'activité.

L'activité des deux deshydrogénases est mesurée dans le surnageant total, au même pH $\approx$ 7,8 (LÖHR et WALLER, 1965).

Les variations de densité optique sont appréciées à 340 nm , à $24^{\circ} \pm 1^{\circ}\text{C}$ au moyen d'un spectrophotomètre BECKMAN DK 2, équipé d'un régulateur de température et d'un dispositif d'enregistrement.

Les teneurs en cofacteurs, coenzymes et substrats des milieux réactionnels permettent l'activité maximale dans les conditions choisies.

a) Glucose - 6 - Phosphate Deshydrogénase.

On utilise le glucose - 6 - phosphate (G6P) comme substrat et on mesure l'augmentation de densité optique due à la réduction du NADP (nicotinamide adénine dinucléotide phosphate) (DE MOSS, 1955; J.GARNIER-DARDART, 1964 et 1965; LÖHR et WALLER, 1965).

Pour chaque essai, le mélange réactionnel, d'un volume de trois ml contient :

Tampon Tris, pH $\approx$ 7,8	600 μ moles
Mg Cl ₂	10 "
NADP	0,5"
G 6 P	10 "
Extrait	0,1 à 0,5 ml.

b) Malate Deshydrogénase.

On utilise l'acide oxalo-acétique (AOA) comme substrat et on mesure la diminution de densité optique due à l'oxydation du NADH₂ (nicotinamide adénine dinucléotide) (OCHOA, 1955; BERGMAYER et BERNT, 1965; QUEIROZ, 1968).

Le volume d'extrait utilisé pour un essai correspondait à des quantités de matière sèche de 300 à 500 γ .

Pour chaque essai, le mélange réactionnel, d'un volume de 3 ml, contient :

Tampon Tris, pH = 7,8	320 μ moles
Mg Cl ₂	5 "
Glutathion réduit	6 "
AOA	5 "
NADH ₂	10 "
Eau	1,40 ml
Extrait	0,001 à 0,003 ml.
(de l'extrait initial)	

Le volume d'extrait utilisé pour un essai correspondait à des quantités de matière sèche de 3 à 10 γ .

P R E M I E R E P A R T I E

COMPORTEMENT AU CHAMP D'UNE LUZERNE DE GABES IRRIGUEE AVEC DES EAUX SALEES.

La Luzerne (Medicago sativa L.) étudiée est une Luzerne de Gabès cultivée à Cherfech (Vallée de la Medjerda, Tunisie) , dans le cadre d'un essai agronomique conduit par le CRUESI (UNESCO).

I- DESCRIPTION DE L'ESSAI.

L'essai a pour but d'étudier l'effet d'eaux d'irrigation plus ou moins chargées en sels, d'une part sur le sol, d'autre part sur le comportement de différentes plantes cultivées.

1- Schéma expérimental.

Quatre plantes différentes (seule la Luzerne nous intéresse ici) reçoivent quatre traitements différents (numérotés de A à D) , correspondant chacun à une quantité différente d'eau d'irrigation. Chaque traitement est répété quatre fois. On a donc quatre blocs (numérotés de 1 à 4) de seize parcelles (14 x 10 m).

L'essai a été mis en place à l'automne de 1965. Notre étude porte sur l'année 1966.

2- Sol.*

Il s'agit d'un limon argileux calcaire (sur un profil de 0 à 150 cm : analyse granulométrique : argile , 0 à 2 μ : 39 à 48% suivant les horizons , limon , 2 à 20 μ : 31 à 37% : calcaire total : 37 à 40%) . On observe quelques amas salins au delà de 70 cm.

Avant le début des expérimentations, c'est-à-dire en mai 1965, une étude du complexe absorbant a donné, pour la capacité totale d'échange des bases les

* Toutes les analyses de sol et d'eau ont été faites par le Service de Chimie du Sol du CRUESI - Tunis, sous la direction de Monsieur OLLAT.

valeurs suivantes :

Gouche (cm)	0-20	20-40	40-80	80-120	120-150
T en méquiv/100 g sol	20	20	18	12	12

Les déterminations de salure et les dosages du sodium échangeable, effectués à la même époque , montrèrent que ce sol n'était pratiquement pas salé tout au moins dans les quatre-vingt premiers centimètres et ne présentait pas de signe d'alcalinisation. La proportion du sodium échangeable par rapport à la capacité d'échange (Na/T), critère permettant d'apprécier l'alcalinisation d'un sol, variait de 3 à 10 entre 0 et 150 cm.;

Couche (cm)	0-20	20-40	40-80	80-120	120-150
Na/T	3,1	4,0	6,9	8,1	10,2

La conductivité électrique de l'extrait de saturation allait de 2 mmhos à 25° en surface (0 à 20 cm) à 7,5 en profondeur (120 à 150 cm).

Le niveau de la nappe phréatique dépend des irrigations et des précipitations; il se situe entre 100 et 150 cm.

3- Eaux.

Les tableaux I et II indiquent les caractéristiques des eaux d'irrigation (irrigation faite par bassin).

TABLEAU I

CONDUCTIVITE ELECTRIQUE, RESIDU SEC ET PH.

TRAITEMENT	CE. mmhos 25°	Résidu sec g/l	pH
A	0,3	0,15	8,4
B	2,3	1,40	7,7
C	4,2	2,70	7,6
D	6,2	4,20	7,8

TABLEAU II

TENEURS EN ELEMENTS (méquiv/litre)

TRAITEMENT	Cl ⁻	SO ₄ ⁻⁻	CO ₃ H ⁻	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	K ⁺	Na ⁺
A	1,0	0,5	1,0	1,4	0,2	0,1	0,8
B	13,8	8,6	1,7	6,8	3,7	0,1	13,7
C	25,8	16,2	2,0	11,9	6,9	0,2	25,7
D	37,8	25,6	2,6	18,9	10,9	2,9	35,4

Il s'agit de valeurs moyennes, les teneurs en sel variant légèrement pour un même traitement d'une irrigation à l'autre.

4- Climat.

Les caractéristiques du climat de Cherfech sont les suivantes (valeurs moyennes calculées sur quatre ou cinq ans) :

- pluviosité : 400 à 450 cm, répartis entre mi-septembre et mi-mai,
- température moyenne annuelle : 17°C,
- humidité relative moyenne annuelle : 73%,
- vitesse du vent : 3 m/sec,
- insolation : 7 h 24,
- insolation relative : 0,60,

II- RESULTATS.

Au cours de l'année 1966, ont été étudiées d'une part l'évolution du sol irrigué, d'autre part la croissance et le comportement physiologique de la Luzerne.

Le tableau III rend compte de la conduite de l'irrigation .

TABLEAU III

DATES DES IRRIGATIONS ET QUANTITES D'EAU APPORTEES.

DATE DES IRRIGATIONS	DOSES (mm)
6 Avril	80
21 Avril	90
3 Juin	75
15 Juin	87,5
22 Juin	75
1 Juillet	70
11 Juillet	95
20 Juillet	87,5
1 Août	87,5
10 Août	75
23 Août	100
3 Septembre	62,5
14 Septembre	75
25 Octobre	62,5

A- EVOLUTION DU SOL.

1- Complexe absorbant.

L'évolution du complexe absorbant a été étudiée en suivant les variations du rapport Na/T consécutives aux irrigations. Le tableau IV donne les valeurs de ces rapports, couche par couche, et à chacun des printemps et automnes des années 1965 et 1966.

On constate que ce rapport atteint très vite, pratiquement dès la fin de la première saison d'irrigation (Automne 65), une valeur sinon définitive, du moins relativement constante : ceci indique que l'on est arrivé à un équilibre. Les valeurs obtenues correspondent d'ailleurs à celles prévisibles en fonction des qualités des eaux d'irrigation utilisées, compte tenu de la nature du sol, et montrent que le degré d'alcalinisation du sol a évidemment augmenté depuis le début, mais qu'il ne présente pas de réel danger même avec l'utilisation des eaux de qualité D. De plus on peut considérer que l'équilibre atteint ne se déplacera pas dans le sens défavorable si les conditions d'irrigation restent les mêmes.

2- Solution du sol.

La teneur en sels de la solution du sol, pendant la période d'irrigation, varie en dents de scie ; elle diminue après une irrigation pour augmenter progressivement jusqu'à l'irrigation suivante.

Dans la zone de 0 à 60 cm, la concentration de tous les ions dosés augmente dans la solution du sol, quand on passe du traitement A au traitement D, en même temps que cette même concentration dans l'eau d'irrigation, mais dans des proportions moindres. En profondeur, les variations sont moins régulières.

La figure 4 traduit les variations de la composition minérale de la solution du sol en fonction de celle de l'eau d'irrigation, dans la zone 20-40 cm, le 28 juin 1966, soit cinq jours après une irrigation.

TABLEAU IV

COMPLEXE ABSORBANT : VARIATIONS DU RAPPORT Na/T

TRAITEMENT	COUCHE SOL	EPOQUE PRELEVEMENT			
		PRINTEMPS 1965	AUTOMNE 1965	PRINTEMPS 1966	AUTOMNE 1966
A	1	3,1	2,9	2,7	2,3
	2	4,0	4,4	4,1	3,9
	3	6,9	6,7	6,4	7,2
	4	8,1	7,9	8,1	8,7
	5	10,2	9,2	9,2	9,4
B	1	3,1	6,1	6,3	6,6
	2	4,0	5,3	6,4	6,8
	3	6,9	7,5	7,1	7,5
	4	8,1	8,7	9,4	8,4
	5	10,2	9,7	9,9	9,1
C	1	3,1	7,0	6,7	8,8
	2	4,0	6,2	6,5	8,7
	3	6,9	8,6	7,7	8,3
	4	8,1	7,4	8,2	9,8
	5	10,2	9,2	9,5	10,7
D	1	3,1	9,5	7,8	9,1
	2	4,0	8,7	7,6	9,0
	3	6,9	8,4	7,5	8,1
	4	8,1	9,4	8,7	9,3
	5	10,2	10,7	9,2	10,8

Profondeur des couches (cm) : 1: 0-20 ; 2: 20-40; 3: 40-80; 4: 80-120; 5: 120-150.

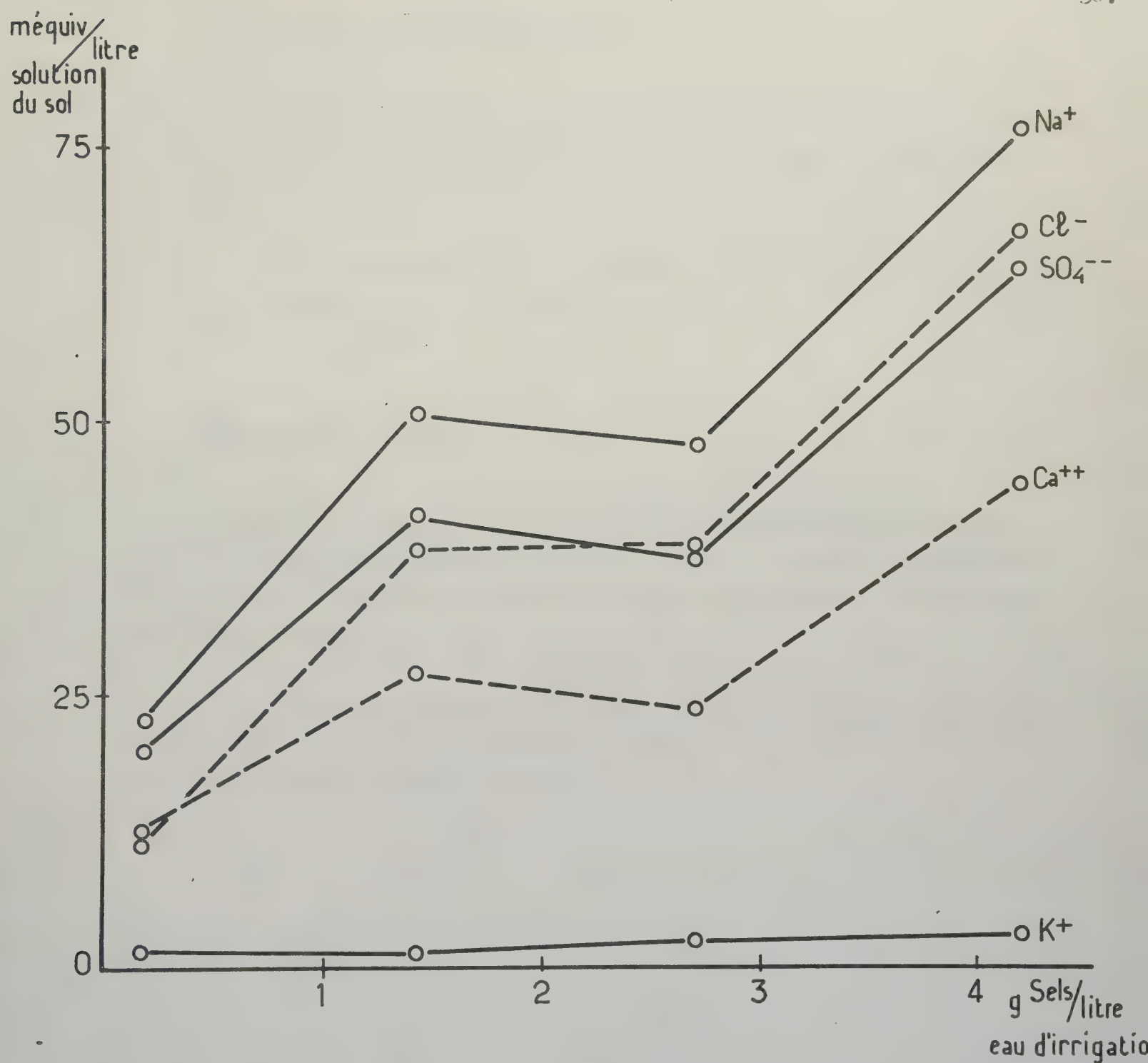


Fig. 4.- Teneurs en ions de la solution du sol en fonction de la concentration en sels de l'eau d'irrigation (Zone 20-40 cm; 28 juin 1966 ; dernière irrigation : 22 juin).

3- Humidité et capacité de rétention.*

La figure 5 indique les valeurs de pF correspondant dans le cas des traitements A et D, aux différentes teneurs en eau dans le sol de Cherfech (zone de 20 à 40 cm) (le pF 4,2 correspond approximativement au point de flétrissement permanent).

La figure 6 rend compte, à titre d'exemple, des variations de l'humidité du sol à différentes profondeurs au cours de la période du 22 au 28 juin et dans une parcelle du traitement A.

B- CROISSANCE DE LA PLANTE.

Le tableau V rassemble les poids de récolte des coupes successives, exprimés en tonnes de matière végétale fraîche par hectare. L'analyse statistique de ces résultats n'a pas permis de mettre en évidence des différences significatives entre les traitements.

On peut remarquer cependant que l'écart entre le témoin (A) et le traitement le plus riche en sels (D) va en diminuant du début (-16%) à la fin (pratiquement nul) de la période estivale d'irrigation.

* Toutes les mesures d'humidité et de capacité de rétention d'eau du sol ont été faites par le Service de Physique du Sol du CRUESI - Tunis, sous la direction de Monsieur COMBEAU.

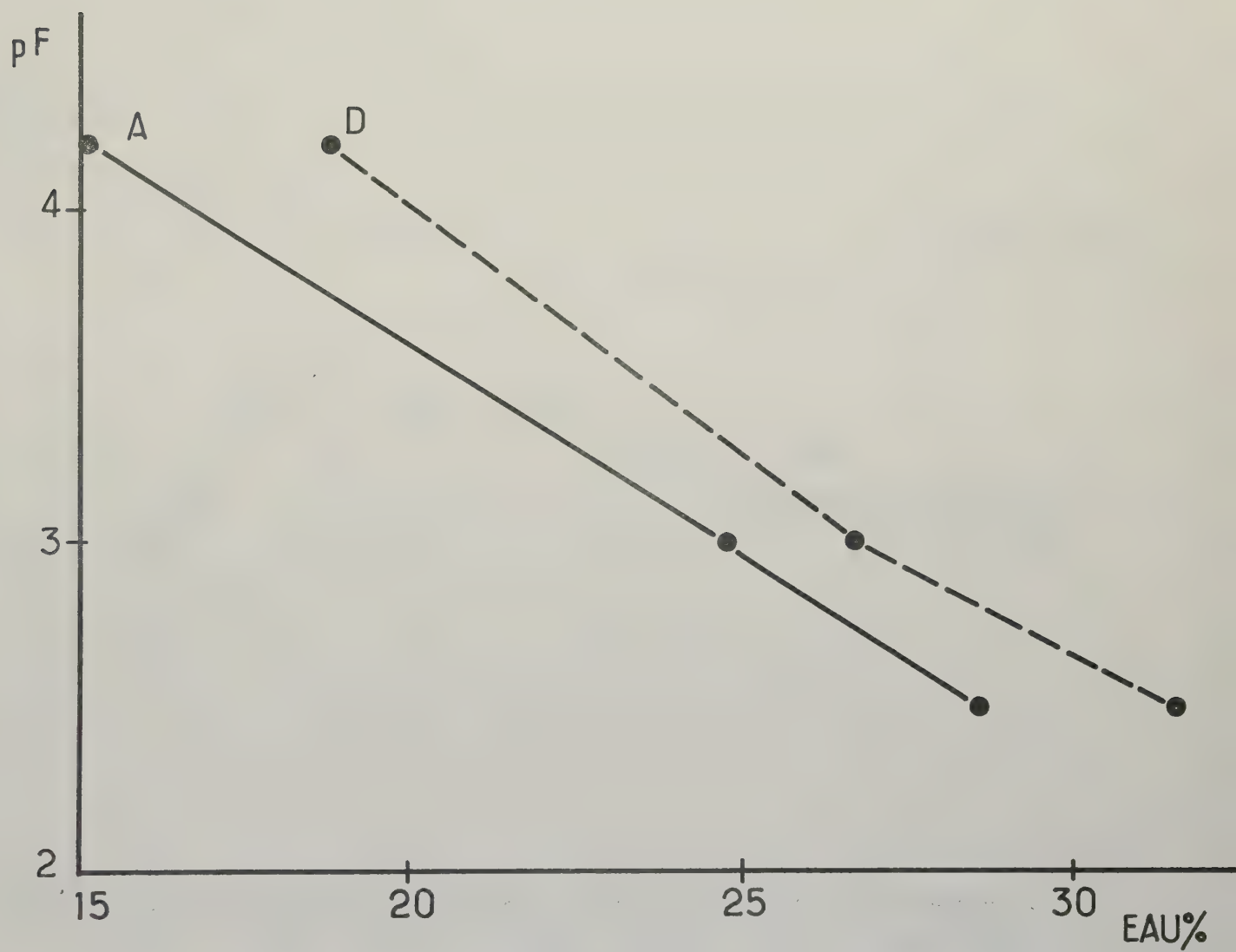


Fig. 5.- Capacité de rétention du sol.

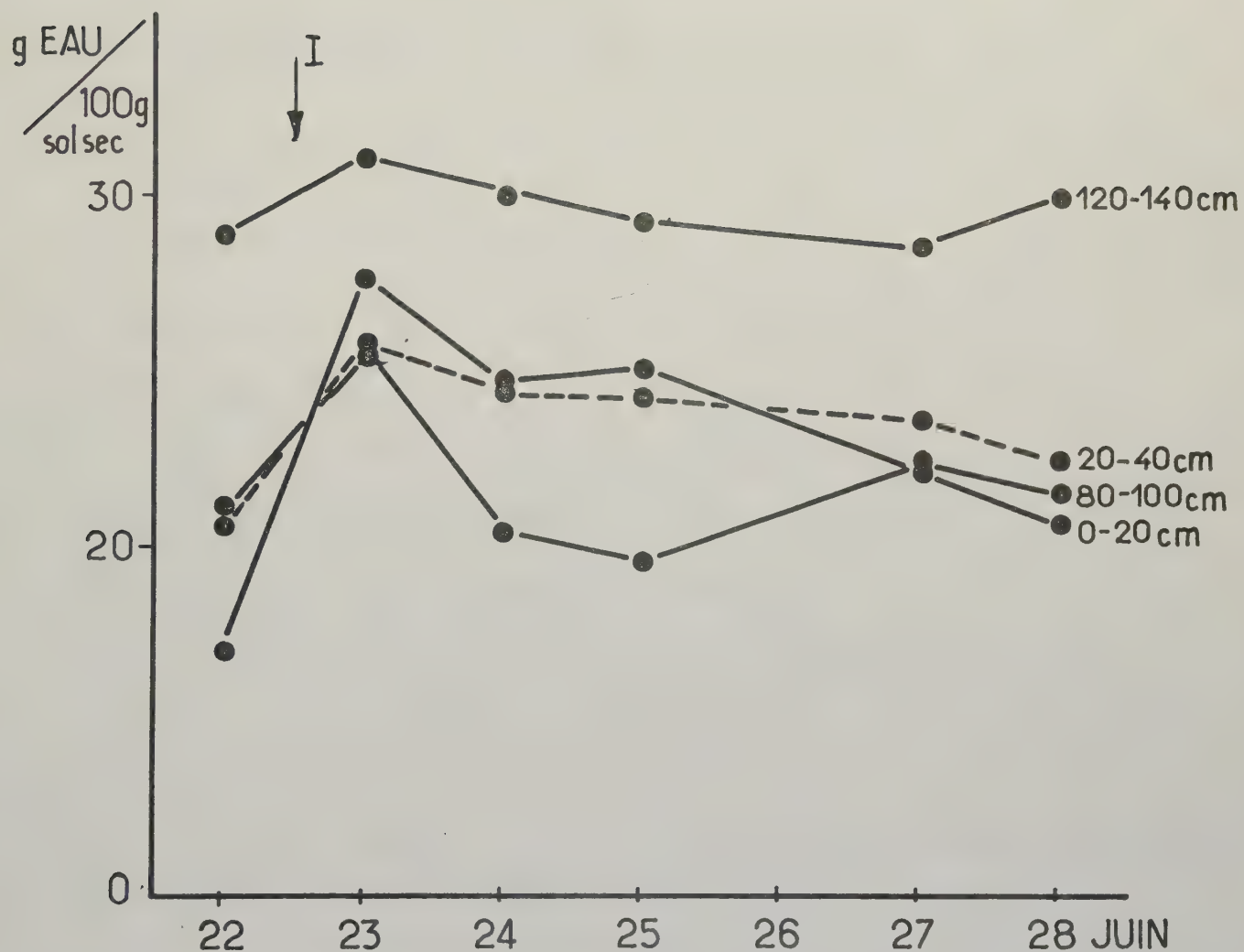


Fig. 6.- Variations de l'humidité du sol à différentes profondeurs avant et après irrigation dans une parcelle (A).

TABLEAU V

POIDS DE RECOLTE (1966)
(Tonnes matière fraîche par hectare)

DATE COUPE	TRAITEMENT			
	A	B	C	D
28 Février	2,4	3,5	3,5	3,6
19 Mai	10,6	10,7	10,3	9,0
24 Juin	14,1	14,4	12,4	12,5
18 Juillet	14,5	15,3	13,7	14,0
6 Août	12,0	12,7	12,0	11,4
29 Août	8,3	9,1	8,3	7,9
29 Septembre	6,8	6,8	6,9	6,6
TOTAL	68,7	72,5	67,1	65,0

On peut remarquer cependant que l'écart entre le témoin (A) et le traitement le plus riche en sels (D) va en diminuant du début (-16%) à la fin (pratiquement nul) de la période estivale d'irrigation.

C- ACCUMULATION DES ELEMENTS MAJEURS DANS LA PLANTE.

1- Echantillonnage.

Une première série d'échantillons a été prélevée le 13 Mai 1966, deux mois et demi après la première coupe, au début de la période d'irrigation. Dans les quatre blocs et pour chaque traitement, quinze plantes ont été prélevées, choisies en trois points répartis sur une diagonale identiquement orientée dans chaque parcelle. Seules les parties aériennes ont été récoltées.

La même opération a été répétée le 21 Octobre, trois semaines après la septième coupe, mais dans un seul bloc.

2- Taux dans les parties aériennes.

Les résultats obtenus sont rassemblés dans le tableau VI. Pour ceux de mai, il s'agit de la moyenne des résultats des dosages faits séparément sur les échantillons provenant des quatre blocs ; le coefficient de variation (estimation de l'écart type rapporté à la moyenne) des quatre répétitions est de l'ordre de 2 à 4% pour l'azote, le phosphore et le potassium , de l'ordre de 10% pour les autres éléments.

Ces résultats montrent que :

a) Au début de la période d'irrigation, les taux des éléments dosés diffèrent très peu d'un traitement à l'autre. Les variations les plus sensibles sont celles du chlore et du sodium :

$$A \longrightarrow D : Cl + 15\% ; Na + 20\%$$

En valeur absolue, la teneur en sodium est très faible, de l'ordre de celle qu'on observe habituellement en milieu non salé.

b) A la fin de la période d'irrigation et par rapport aux valeurs de mai, les taux de l'azote (+ 15% env.) , du soufre et du potassium (+ 30% env.) ont augmenté pour tous les traitements ; le taux du calcium (-5 à 15%) et, pour les traitements C et D, celui du phosphore (-10% env.) ont diminué .

Il ne faut pas oublier qu'il s'agit de plantes plus jeunes (voir dates des coupes).

Quand on passe du traitement A au traitement D, les taux de l'azote et du calcium tendent à augmenter, ceux du phosphore et du potassium à diminuer légèrement.

Les variations du magnésium ne sont pas interprétables.

TABLEAU VI

TENEURS EN MACRO-ELEMENTS DANS LA PLANTE ENTIERE
(g pour 100 g de matière sèche)

DATE	TRAITEMENT	N	P	S	Cl	K	Ca	Mg	Na
13 Mai	A	3,39	0,36	0,37	1,20	3,38	1,92	0,24	0,15
	B	3,46	0,38	0,38	1,31	3,43	1,80	0,16	0,15
	C	3,54	0,35	0,35	1,31	3,44	1,82	0,21	0,16
	D	3,55	0,36	0,36	1,38	3,27	1,92	0,22	0,18
21 Octobre	A	3,89	0,36	0,60	1,07	4,50	1,61	0,18	0,14
	B	3,78	0,36	0,53	1,52	4,33	1,51	0,17	0,21
	C	4,02	0,31	0,54	1,33	4,09	1,65	0,22	0,53
	D	4,08	0,31	0,56	1,57	4,16	1,80	0,17	0,60

Les taux du chlore et du sodium n'ont pas augmenté chez le témoin, mais ont augmenté chez les plantes irriguées avec des eaux plus chargées ; cette augmentation est beaucoup plus sensible pour le sodium que pour le chlore (Traitement D : Cl + 14% , Na + 230%). Quand on passe du traitement A au traitement D : Cl + 47% ; Na + 330%.

Pour certains échantillons les feuilles et les tiges ont été analysées séparément. Il semble qu'il y ait un peu plus de chlore et de sodium dans les tiges que dans les feuilles, mais la différence est faible.

D- DEFICIT DE SATURATION HYDRIQUE ET POUVOIR DE SUCCION.

1- Echantillonnage.

Pour chaque mesure et pour chaque traitement, trois échantillons ont été prélevés, choisis en trois points répartis sur une diagonale identiquement orientée dans chaque parcelle. Les prélèvements n'ont été faits que dans un seul bloc, toujours le même. Chaque échantillon comprenait six feuilles pour les mesures de déficit de saturation hydrique et quinze rondelles, récoltées sur les premières feuilles complètement développées, pour les mesures de force de succion.

Des mesures de température et d'hygrométrie étaient faites au moment du prélèvement des échantillons, sur la parcelle même et au niveau de la végétation. Les valeurs des températures sont indiquées sur le tableau VI. L'humidité relative était de l'ordre de 70 à 90% à 6 heures du matin et de 50 à 60% en milieu de journée.

2- Déficit de saturation hydrique.

Le tableau VII rassemble les données obtenues. Les chiffres correspondent à la moyenne des mesures faites séparément sur les trois échantillons récoltés. Le coefficient de variation (estimation de l'écart-type rapporté à la moyenne) des mesures individuelles variait de 2 à 10%.

TABLEAU VII

DEFICIT DE SATURATION HYDRIQUE DES FEUILLES

(Pour cent de la teneur en eau à saturation - Dates des irrigations:3,15 et 22 Juin).

DATE	TRAITEMENT	DEFICIT DE SATURATION				TEMPERATURE			
		6 h	11 h	15 h	18 h	6 h	11 h	15 h	18 h
9 Juin	A	15,7	22,2	21,7	15,9	21	29	32	25
	B	19,5	23,9	22	19,7				
	C	20,9	30,6	28,7	21,7				
	D	25,1	32,9	31,2	26,9				
14 Juin	A	15,8	24,3	23,4		19	25	26	
	B	16,1	25,7	24,9					
	C	18,9	26,6	25,3					
	D	19,6	29,7	26,8					
16 Juin	A	12,1	21,7	19,9	17,9	19	24	27	24
	B	12,6	22,6	20,9	19,4				
	C	14,6	23,4	21,9	20,6				
	D	16,4	25,6	24	22,7				
21 Juin	A	10,5	16,6	15,8	12,3	18	27	29	25
	B	13,2	17	16,3	14,3				
	C	16,7	18,6	19,6	15,3				
	D	17,2	22,5	20	18,1				
23 Juin	A	6,9	13,7	12,8	11,2	22	31	30	25
	B	10,4	15,5	14,5	12,9				
	C	11,1	16,2	15,3	14,9				
	D	12,6	17,8	17,3	16,4				

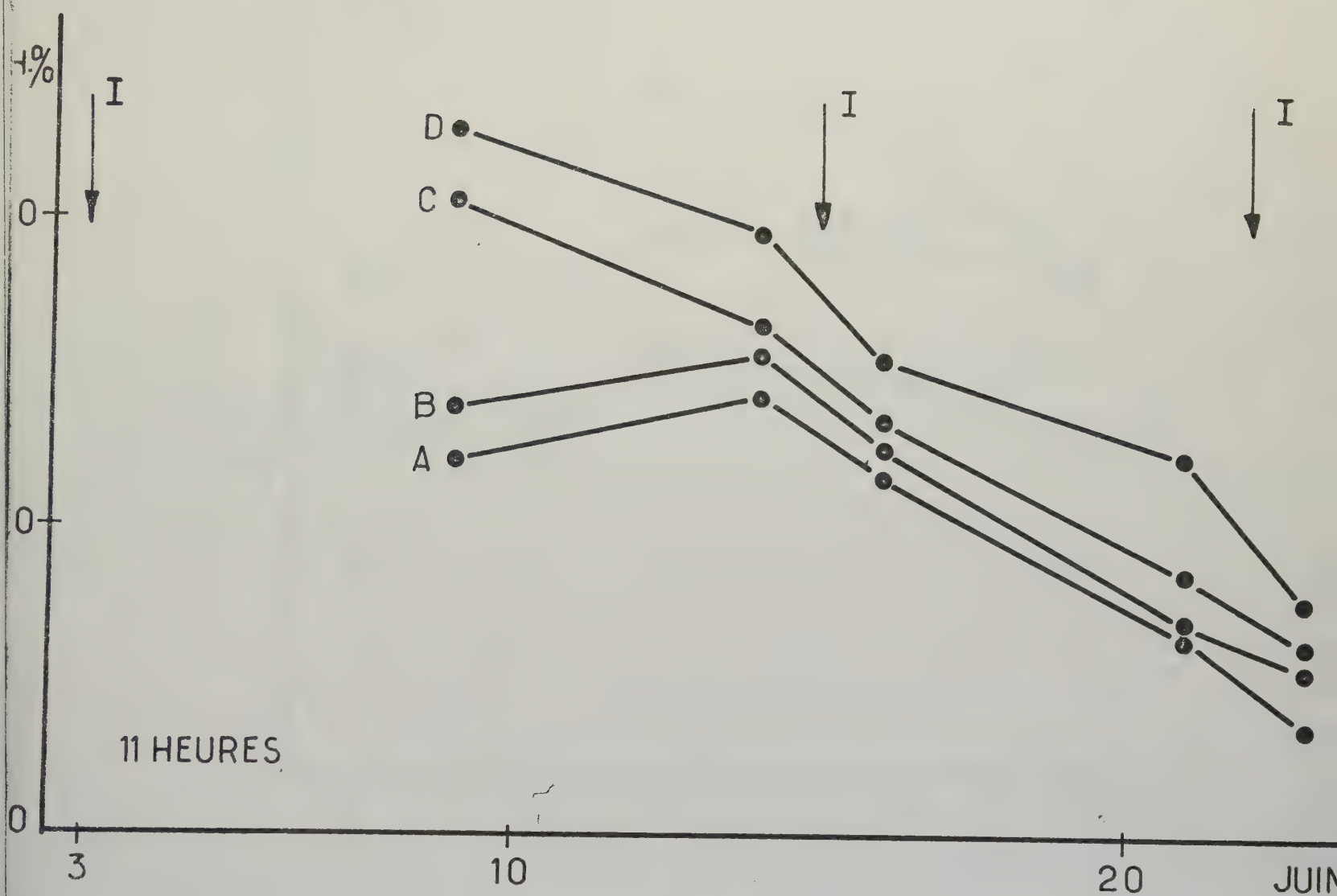


Fig. 7.- Déficit de saturation hydrique des feuilles à onze heures au cours du mois de juin.

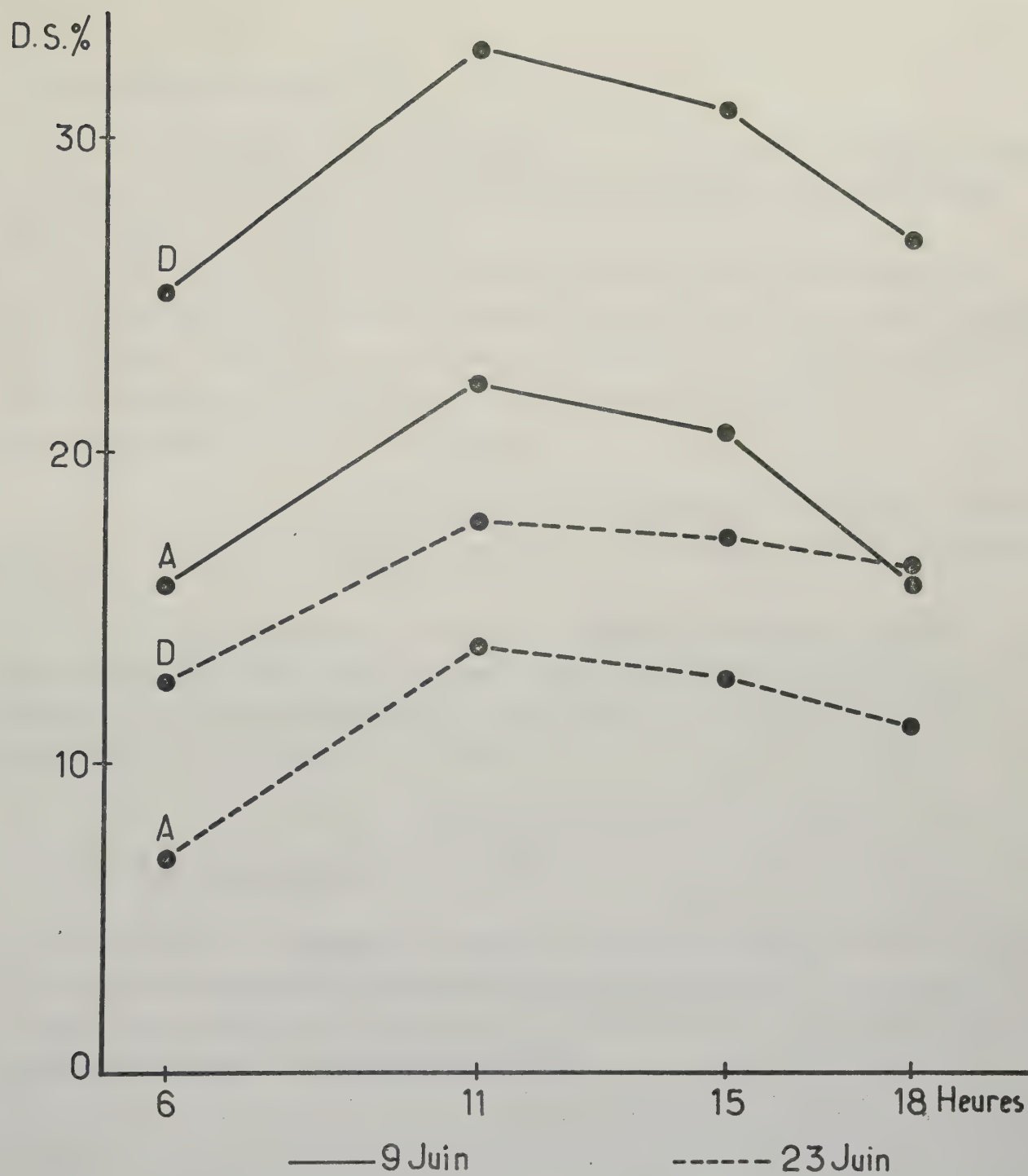


Fig. 8.- Variations du déficit de saturation hydrique des feuilles au cours de deux journées (début et fin juin).

Ces résultats montrent que :

a) Au début de juin, les plantes, qui n'avaient reçu aucune irrigation entre le 21 avril et le 3 juin, présentent un déficit de saturation élevé surtout pour les traitements C et D.

Les différences entre les traitements sont importantes (Fig.7 et 8) et constantes au cours de la journée (Fig.8). Le déficit maximum se place vers 11 heures, au delà la courbe s'abaisse nettement : les valeurs mesurées à 18 h sont voisines de celles de 6 h, ce qui indiquerait une fermeture assez rapide des stomates en milieu de journée.

b) A la fin de juin, les plantes, régulièrement irriguées (tous les dix jours en moyenne), présentent un déficit de saturation beaucoup plus faible (Fig. 7 et 8).

Les différences entre les traitements ont diminué. Le déficit maximum se place toujours vers 11 heures, mais ensuite la courbe s'abaisse très lentement : les valeurs mesurées à 18 h sont très supérieures à celles de 6 h. On peut penser que les stomates sont restés ouverts beaucoup plus longtemps.

3- Pouvoir de succion.

Le tableau VIII rassemble les résultats obtenus en ce qui concerne le pouvoir de succion des feuilles en fin de matinée, au moment où le déficit hydrique est le plus élevé ou déjà élevé (17 juin). La différence entre le traitement A et le traitement D est de l'ordre d'une atmosphère.

TABLEAU VIII

POUVOIR DE SUCCION DES FEUILLES

DATE	HEURE	IR	SUCCION (atm)	
			A	D
10 Juin	11 h		10	11
13 Juin	11 h		10	11,5
15 Juin		+		
17 Juin	9 h 30		9,5	10,5

IR = Irrigation

III- CONCLUSIONS.

Ces résultats montrent qu'après dix huit mois d'irrigation, dans les conditions de l'essai de Cherfech :

1) L'alcalinisation du sol a augmenté par rapport à l'état initial, avant irrigation, mais la part de la capacité totale d'échange prise par le sodium a atteint très vite, pratiquement dès la fin de la première saison d'irrigation (automne 1965) une valeur, sinon définitive, tout au moins relativement constante, ce qui indique un état d'équilibre.

Le sodium ne représente jamais plus de dix pour cent de la capacité totale d'échange (ou du total des cations échangeables, les deux valeurs se confondant ici du fait de la saturation du complexe dans le sol de Cherfech).

La capacité de rétention d'eau correspondant sensiblement au point de flétrissement est atteinte, dans la couche 20-40 cm, choisie à titre d'exemple, aux alentours d'une teneur en eau de quinze pour cent pour le témoin et de dix neuf pour cent pour le traitement le plus salé. Les valeurs, successivement mesurées dans le temps, de la teneur en eau du sol indiquent que, pour le traitement le plus salé, et jusqu'à un mètre de profondeur, on s'est approché, à certains moments, assez près du point de flétrissement.

2) Après le second été d'irrigation, les plantes des traitements salés sont nettement plus riches en chlore et surtout en sodium que les plantes témoins (Traitement D, par rapport au témoin : Cl:+ 47% ; Na:+ 330%). Les teneurs en chlore et en sodium sont à peu près les mêmes dans les tiges et les feuilles.

Le taux des autres éléments sont peu affectés (aucune différence supérieure à douze pour cent par rapport au témoin).

La différence entre le pouvoir de succion des plantes témoins et des plantes du traitement le plus salé a une valeur d'une atmosphère environ.

Le déficit de saturation hydrique s'élève nettement en fonction de la concentration en sels de l'eau d'irrigation. L'importance de la différence entre les traitements diminue quand les irrigations deviennent plus fréquentes.

Le poids du total des récoltes (somme des différentes coupes) est sensiblement le même pour le témoin et pour les plantes traitées.

Dans les conditions de cet essai, la Luzerne de Gabès a donc, du point de vue du rendement agronomique, parfaitement toléré des eaux d'irrigation contenant jusqu'à 4,2 grammes de sels par litre. Les plantes irriguées avec les eaux les plus salées tendaient cependant à souffrir, à certains moments, du fait d'un ravitaillement en eau plus difficile. La tolérance observée quand on considère le résultat agronomique final, paraît fonction de la fréquence et de l'abondance relativement fortes des irrigations.

S E C O N D E P A R T I E

COMPORTEMENT EN AQUICULTURE STRICTE DE LA LUZERNE DE GABES ET DE LA LUZERNE
DE PROVENCE EN PRESENCE DE CHLORURE DE SODIUM.

Après avoir observé le comportement au champ de la Luzerne de Gabès, irriguée avec des eaux plus ou moins chargées en sels, il nous a paru intéressant de reprendre cette étude en aquiculture stricte, en présence de chlorure de sodium seul, et de comparer la Luzerne de Provence, réputée moins tolérante en milieu salé à la Luzerne de Gabès.

Nous avons étudié la croissance, la teneur en eau, la pression osmotique, l'alimentation minérale et l'activité respiratoire chez les deux variétés en fonction de la concentration du chlorure de sodium dans le milieu.

Les courbes traduisant les variations de l'activité respiratoire en fonction de la salure étant comparables pour les deux variétés, nous avons par la suite été amenés à utiliser plus particulièrement la Luzerne de Provence en vue d'une étude plus approfondie de certains aspects du métabolisme en rapport avec l'activité respiratoire : taux des glucides et des acides organiques, activité de la glucose - 6 - phosphate - deshydrogénase et de la deshydrogénase malique.

Ce choix a été déterminé par des raisons méthodologiques : à partir des lots de graines dont nous disposions, nous obtenions des séries de plantes beaucoup plus homogènes pour la Luzerne de Provence (on sait que de toute manière la variabilité est toujours assez importante dans les variétés-populations de **Luzerne**)^{*}.

^{*} " Lorsqu'on utilise le terme variété chez des plantes fourragères à fécondation croisée comme la Luzerne, il est nécessaire de bien préciser qu'il s'agit toujours de variétés-populations, c'est-à-dire d'ensemble de plantes gardant une certaine hétérogénéité " (DEMARLY, 1961).

CHAPITRE I

CONDUITE GENERALE DES EXPERIENCES

I- MATERIEL VEGETAL.

Medicago sativa L., cultivars Luzerne de Gabès (Graines de provenance locale ; lot utilisé pour l'essai au champ) et Luzerne de Provence (Graines de provenance commerciale)*.

II- INSTALLATIONS ET CONDUITE DES CULTURES.

Les cultures ont été faites, successivement dans le temps, dans deux locaux différents. D'abord, dans une pièce , chauffée et aérée, mais dont la température ne pouvait être rigoureusement contrôlée, sous un plafond lumineux (douze heures d'éclairage par jour ; 10 000 lux au niveau des plantes). Ensuite, dans un compartiment d'une Super-serre du Phytotron de Gif(seize heures d'éclairage par jour, avec éclairage d'appoint : température programmée à 17°C la nuit et 24°C le jour, mais avec des écarts de plusieurs degrés en plus le jour en fonction de l'insolation) .

Les cultures ont été conduites en aquiculture au sens strict, habituellement sans aération forcée du milieu, Les solutions nutritives étaient entièrement renouvelées tous les trois ou quatre jours. Dans les expériences nécessitant une aération forcée du milieu, on a employé des pompes et des diffuseurs d'aquarium.

* Les deux cultivars appartiennent au type méditerranéen de Medicago, représentant pour certains auteurs l'espèce sativa sensu stricto et caractérisé par une capacité de croissance en jours courts, une sensibilité au froid, un port très dressé, un système racinaire très pivotant, des fleurs d'une couleur violette très franche (DEMARLY, 1961).

Les plantes, d'abord semées sur sable , étaient mises quelques jours après la germination sur le milieu liquide, dans des récipients de capacité croissante. Au moment de l'application des traitements, vers le quinzième ou le vingtième jour, elles étaient placées dans des récipients d'une capacité de 700 ml (une plante par vase).

III- SOLUTIONS NUTRITIVES.

La solution nutritive de base (SCHEIDECKER, 1964) avait la composition suivante, exprimée en grammes de sels par litre:

$(\text{NO}_3)_2\text{Ca}, 4 \text{H}_2\text{O}$	0,953
$\text{SO}_4\text{Mg}, 7 \text{H}_2\text{O}$	0,544
$\text{PO}_4\text{H}_2\text{K}$	0,181
PO_4HK_2	0,058
$\text{PO}_4\text{H}_2\text{NH}_4$	0,059
NO_3K	0,353
NO_3NH_4	0,023
$\text{SO}_4(\text{NH}_4)_2$	0,086

Soit, en milligrammes d'éléments par litre :

N	P	S	K	Ca	Mg
195	68	91	227	162	54

Les quantités suivantes d'oligo-éléments étaient ajoutées à la solution :

Fe	3 p.p.m.
Mn	0,50 "
Cu	0,04 "
Zn	0,05 "
B	0,50 "
Mo	0,02 "

Le fer est apporté sous forme de complexe EDTA - K - Fe.

Cette solution de base est utilisée, pour le témoin.

Pour réaliser les milieux salés correspondant aux différents traitements (3,6,9 et 12 g/l NaCl) le chlorure de sodium est ajouté à la solution de base à raison d'un ou deux grammes par litre et par jour, suivant les expériences, jusqu'au moment où la concentration désirée est atteinte.

On obtient ainsi une série de milieux dont les caractéristiques sont les suivantes :

	Témoin	3	6	9	12 g/l NaCl
pH.....	5,98	5,90	5,85	5,80	5,75
Pression osmotique	0,4	2,7	5,2	7,2	9,2 atmosphères
Na.....	Traces	1180	2360	3540	4720 mg/l
Na ⁺	"	51	103	154	206 méquiv/l
Cl	"	1820	3640	5460	7280 mg/l
Cl ⁻	"	51	103	154	206 méquiv/l

CHAPITRE II

MORPHOLOGIE, CROISSANCE, TENEUR EN EAU, PRESSION OSMOTIQUE . . .

Les données ont été fournies par quatre séries de plantes :

	LUZERNE DE GABES		LUZERNE DE PROVENCE	
	Série 1	Série 2	Série 3	Série 4
Nombre de plantes par traitement :	8	8	8	20 à 60
Durée de la culture (Jours) :	46	43	30	32
Premier apport de NaCl :	17e jour	18e jour	14e jour	15e jour

I- MORPHOLOGIE

A partir d'une concentration en chlorure de sodium égale à six grammes par litre, la surface foliaire était sensiblement réduite , le limbe épaissi .

Jamais, ni chez les plantes témoins, ni chez les plantes traitées, on n'a pu observer de nodulations bactériennes sur les racines.

II- CROISSANCE

Le tableau IX rassemble les résultats relatifs aux poids de récolte (matière sèche) . Les plantes récoltées n'étant pas toujours de même âge et les conditions de l'environnement n'ayant pas été rigoureusement contrôlées, ces résultats sont exprimés par rapport au témoin.

La figure 9 rend compte, en valeur absolue, des poids de récolte obtenus pour la seconde (L. de Gabès) et la troisième série (L. de Provence) .

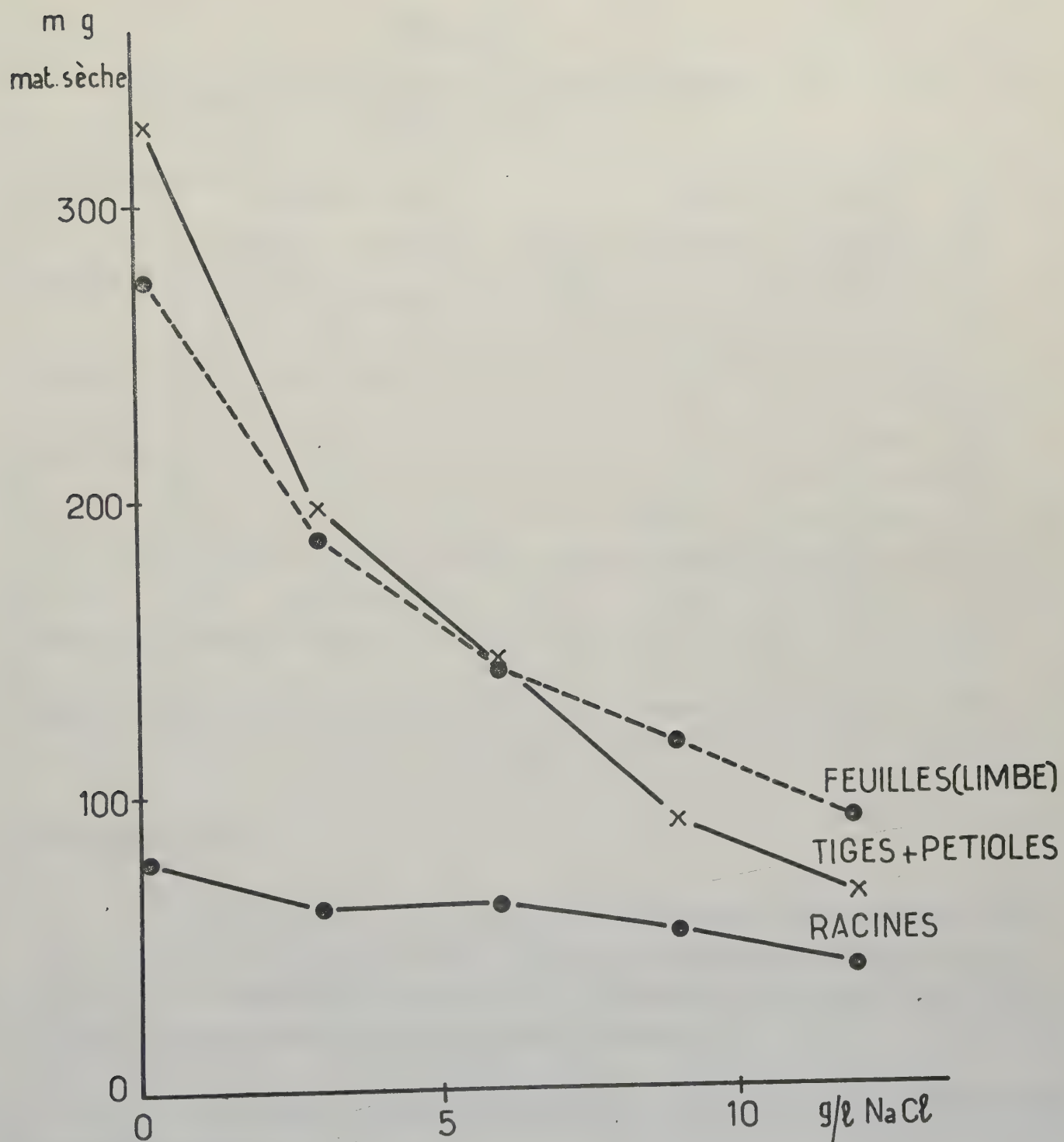


Fig. 9.- Poids de récolte en fonction de la concentration en chlorure de sodium du milieu. (Luzerne de Provence, série 3 ; matière sèche formée par une plante).

TABLEAU IX

POIDS DE RECOLTE EXPRIME PAR RAPPORT AU TEMOIN
(Matière sèche)

TRAITEMENT	LUZERNE DE GABES				LUZERNE DE PROVENCE					
	PLANTE ENTIERE		RACINES		PLANTE ENTIERE		RACINES		FEUILLES (LIMBES)	
	1	2	1	2	3	4	3	4	3	4
TEMOIN	100	100	100	100	100	-	100	100	100	100
3 g/1 NaCl	70	74	78	81	66	-	79	97	68	108
6 "	69	64	80	75	52	-	80	82	52	92
9 "	59	56	68	63	37	-	68	83	50	76
12 "	-	40	-	50	29	-	51	79	33	64

III- TENEUR EN EAU.

Non seulement les valeurs absolues des teneurs en eau variaient beaucoup, pour une même espèce et un même traitement, en fonction de l'heure du prélèvement et des conditions de l'environnement à ce moment, mais encore il en allait de même des valeurs relatives des différents traitements.

Le tableau X rassemble des résultats correspondant à des récoltes faites en milieu de matinée.

TABLEAU X

TENEUR EN EAU EXPRIMEE PAR RAPPORT AU TEMOIN
(Calculée par rapport à la matière sèche).

TRAITEMENT	LUZERNE DE GABES	LUZERNE DE PROVENCE	
	PARTIES AERIENNES	FEUILLES (LIMBES)	
TEMOIN	100	100	100
3g/1 NaCl	142	112	98
6 "	168	116	143
9 "	165	111	114
12 "	190	126	123

IV- PRESSION OSMOTIQUE.

Sur la Luzerne de Gabès (série 2) apport du chlorure de sodium : 1 g par jour) des mesures de pression osmotique ont été faites sur le suc végétal extrait des parties aériennes ; le potassium, le calcium, le sodium et le chlore ont été dosés dans les mêmes extraits (Tableau XI).

TABLEAU XI

PRESSION OSMOTIQUE ET TENEURS EN ELEMENTS DES EXTRAITS DES PARTIES AERIENNES
(LUZERNE DE GABES)

TRAITEMENT	PRESSION OSMOTIQUE (atm)	TAUX D'ELEMENTS (méquiv/l)			
		K ⁺	Ca ⁺⁺	Na ⁺	Cl ⁻
TEMOIN	12,9	147	59	3	2
3g/l NaCl	15,7	85	25	170	187
6 "	21,4	71	24	335	342
9 "	23,5	74	29	450	476
12 "	26,9	78	31	482	529

La différence existant entre les pressions osmotiques internes et externes augmente en même temps que la concentration en sels du milieu (Fig.10).

Le calcul, comme l'appréciation expérimentale de la pression osmotique de solutions pures de chlorure de sodium, montrent que l'augmentation de la pression osmotique de l'extrait chez les plantes traitées est presque entièrement imputable aux quantités d'ions minéraux accumulés.

V-CONCLUSIONS.

Ces résultats indiquent que :

1) La présence du chlorure de sodium dans le milieu réduit la croissance des deux espèces de 25 à 35% par rapport au témoin pour une concentration de trois grammes par litre, de 60% environ pour douze grammes par litre (plante entière).

La croissance des parties aériennes est toujours plus affectée que celle des racines.

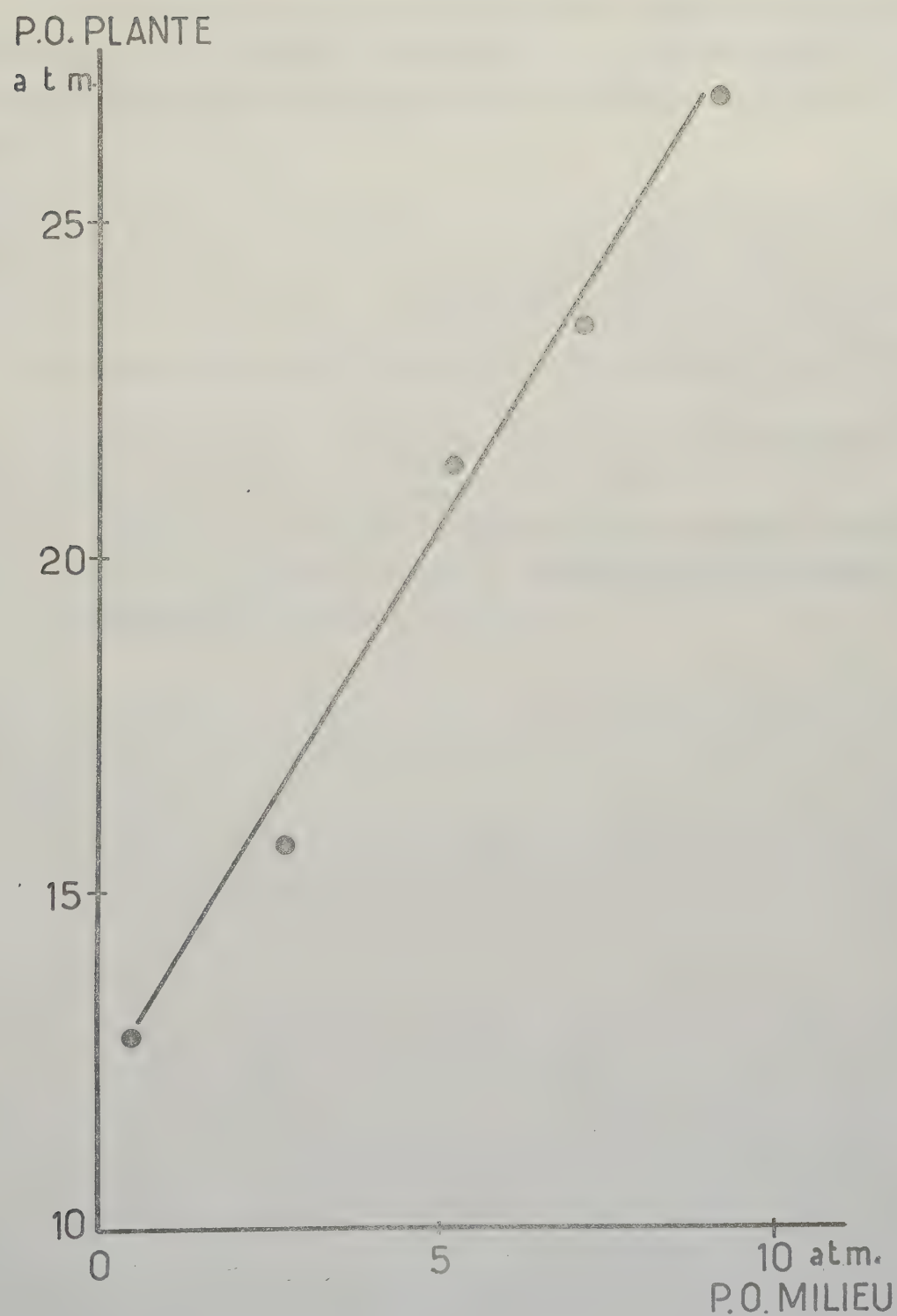


Fig. 10.- Pression osmotique de l'extrait des parties aériennes en fonction de la pression osmotique du milieu. (Luzerne de Gabès, Série 2).

L'importance de la réduction de croissance dépend plus des conditions de l'environnement que de l'espèce considérée : il n'a pas été possible de mettre en évidence une différence de comportement entre la Luzerne de Gabès et la Luzerne de Provence.

2) Les deux espèces sont capables, tout au moins dans certaines conditions d'environnement, d'augmenter la teneur en eau des parties aériennes en milieu salé, et ceci jusqu'à une concentration de douze grammes de chlorure de sodium par litre.

Cette augmentation est en rapport avec une succulence accrue des feuilles.

3) La pression osmotique interne croît d'une manière pratiquement linéaire en fonction de la pression osmotique externe (Fig. 10).

Cette augmentation n'est pas l'effet d'une déshydratation des tissus.

Il s'agit d'un ajustement osmotique, réalisé presque entièrement par l'absorption et l'accumulation de sodium et de chlore.

CHAPITRE III

ABSORPTION, MIGRATION ET ACCUMULATION DU POTASSIUM, DU CALCIUM, DU SODIUM
ET DU CHLORE.

Nous avons étudié d'une part l'absorption, la migration et l'accumulation de ces éléments en fonction de la concentration en chlorure de sodium du milieu, au cours d'expériences de longue comme de courte durée, d'autre part le déroulement dans le temps de ces phénomènes, au cours d'une période de huit heures et en présence d'une concentration de neuf grammes par litre de chlorure de sodium.

I- ABSORPTION, MIGRATION ET ACCUMULATION EN FONCTION DE LA CONCENTRATION DU CHLORURE DE SODIUM DANS LE MILIEU.A- TAUX DES ELEMENTS DANS LES DIFFERENTS ORGANES.

Le potassium, le calcium, le sodium et le chlore ont été dosés dans les différents organes de la Luzerne de Gabès (Série 1) et de la Luzerne de Provence (Séries 3 et 4).

Les tableaux XII, XIII et XIV rassemblent les résultats obtenus .

On voit que :

1) Potassium : Le taux du potassium est toujours plus faible chez les plantes cultivées en milieu salé.

Dans les deux espèces, qu'il s'agisse des parties aériennes prises comme un tout ou des limbes foliaires, le taux du potassium diminue de 25 à 40% quand on passe du témoin aux plantes cultivées en présence de trois grammes par litre de chlorure de sodium; cette diminution est relativement beaucoup plus faible chez les plantes

TABLEAU XII
LUZERNE DE GABES - TAUX DES ELEMENTS
(Série 1)

(Résultats exprimés d'une part en poids, d'autre part en milli-équivalents pour 100 g de matière sèche).

TRAITEMENT	RACINES				PARTIES AERIENNES			
	K	Ca	Na	Cl	K	Ca	Na	Cl
TEMOIN	6,69	0,82	0,22	0,59	6,38	1,39	0,20	0,21
3g/1 NaCl	6,04	0,67	1,65	4,40	4,76	1,18	22,17	2,82
6 "	5,02	0,52	3,28	6,82	4,10	1,07	2,97	4,67
9 "	4,73	0,47	4,06	8,42	4,44	0,92	3,21	5,43

TRAITEMENT	RACINES					PARTIES AERIENNES				
	K ⁺	Ca ⁺⁺	Na ⁺	Cl ⁻	Cl ⁻ /Na ⁺	K ⁺	Ca ⁺⁺	Na ⁺	Cl ⁻	Cl ⁻ /Na ⁺
TEMOIN	171	41	10	17	1,7	163	69	9	6	0,7
3g/1 NaCl	154	34	72	124	1,7	122	59	94	79	0,8
6 "	128	26	143	192	1,3	105	53	129	132	1
9 "	121	24	177	237	1,3	113	46	140	153	1,1

TABLEAU XIII

LUZERNE DE PROVENCE - TAUX DU SODIUM ET DU CALCIUM

(Série 3)

(Résultats exprimés en milli-équivalents pour 100 g de matière sèche).

TRAITEMENT	RACINES			TIGES + PETIOLES			FEUILLES (LIMBES)		
	Na ⁺	Cl ⁻	Cl ⁻ /Na ⁺	Na ⁺	Cl ⁻	Cl ⁻ /Na ⁺	Na ⁺	Cl ⁻	Cl ⁻ /Na ⁺
TEMOIN	7	4	0,6	33	2	0,7	3	3	1
3g/1 NaCl	69	78	1,1	63	63	1	55	68	1,2
6 "	145	157	1,1	88	96	1,1	68	81	1,2
9 "	193	203	1,1	111	122	1,1	108	113	1
12 "	146	176	1,2	135	141	1	147	218	1,5

TABLEAU XIV

LUZERNE DE PROVENCE - TAUX DU POTASSIUM, DU CALCIUM ET DU SODIUM.

(Série 4)

f Résultats exprimés d'une part en poids, d'autre part en milli-équivalents pour 100 g de matière sèche).

TRAITEMENT	RACINES			FEUILLES (LIMBES)		
	K	Ca	Na	K	Ca	Na
TEMOIN	6,80	0,45	0,06	3,80	2,24	0,05
3g/1 NaCl	4,61	0,37	1,71	2,31	1,18	2,04
6 "	4,05	0,33	4,05	2,49	1,15	2,49
9 "	3,57	0,31	5,58	2,17	1,10	2,90
12 "	3,16	0,34	3,61	2,03	0,91	4,17

TRAITEMENT	RACINES			FEUILLES (LIMBES)		
	K ⁺	Ca ⁺⁺	Na ⁺	K ⁺	Ca ⁺⁺	Na ⁺
TEMOIN	174	22	3	97	112	2
3g/1 NaCl	118	18	74	59	59	89
6 "	104	17	110	64	58	108
9 "	91	16	242	56	55	126
12 "	81	17	157	53	46	181

cultivées en présence de concentrations plus fortes de ce sel (Fig.11). Il en va de même dans les racines des échantillons de Luzerne de Provence analysés.

2) Calcium : Le taux du calcium est toujours plus faible chez les plantes cultivées en milieu salé.

La pente de la courbe traduisant les variations du taux du calcium varie d'une série d'échantillons à l'autre.

3) Sodium et chlore : Ces deux éléments peuvent être considérés ensemble : le taux du chlore, exprimé en milli-équivalents, est souvent légèrement plus fort que celui du sodium, mais le rapport Cl^- / Na^+ a toujours une valeur très voisine de l'unité.

Dans les parties aériennes des deux espèces, les taux du chlore et du sodium (Fig.12) ne cessent d'augmenter en fonction de la concentration de ces deux éléments dans le milieu.

Dans les racines des deux espèces, les taux augmentent jusqu'à la concentration de neuf grammes par litre de chlorure de sodium, puis diminuent (Fig.13). A la plus faible concentration étudiée (3 g/l NaCl), les taux du chlore et du sodium ont la même valeur dans tous les organes ; aux concentrations moyennes (6 g et 9 g/l), les racines sont nettement plus riches que les parties aériennes en ces deux éléments ; à la concentration la plus élevée (12 g/l), les taux tendent à s'unifier dans l'ensemble de la plante.

Les résultats obtenus en ce qui concerne le chlore et le sodium sont remarquablement comparables dans toutes les séries, qu'il s'agisse de la Luzerne de Gabès ou de la Luzerne de Provence.

Compte tenu des variations des conditions expérimentales entre les séries (environnement et vitesse de développement), il n'apparaît d'ailleurs aucune différence nette entre l'alimentation minérale des deux espèces.

B- ABSORPTION, TRANSPORT ET ACCUMULATION DU POTASSIUM ET DU CALCIUM AU COURS D'UNE PERIODE DE HUIT HEURES.

Des Luzernes de Gabès âgées de cinquante jours et cultivées pendant vingt-quatre jours en présence de chlorure de sodium, ont été placées pendant huit heures en présence de potassium et de calcium marqués (^{45}Ca : 0,1 mCi/l; ^{42}K : 0,5 mCi/l)

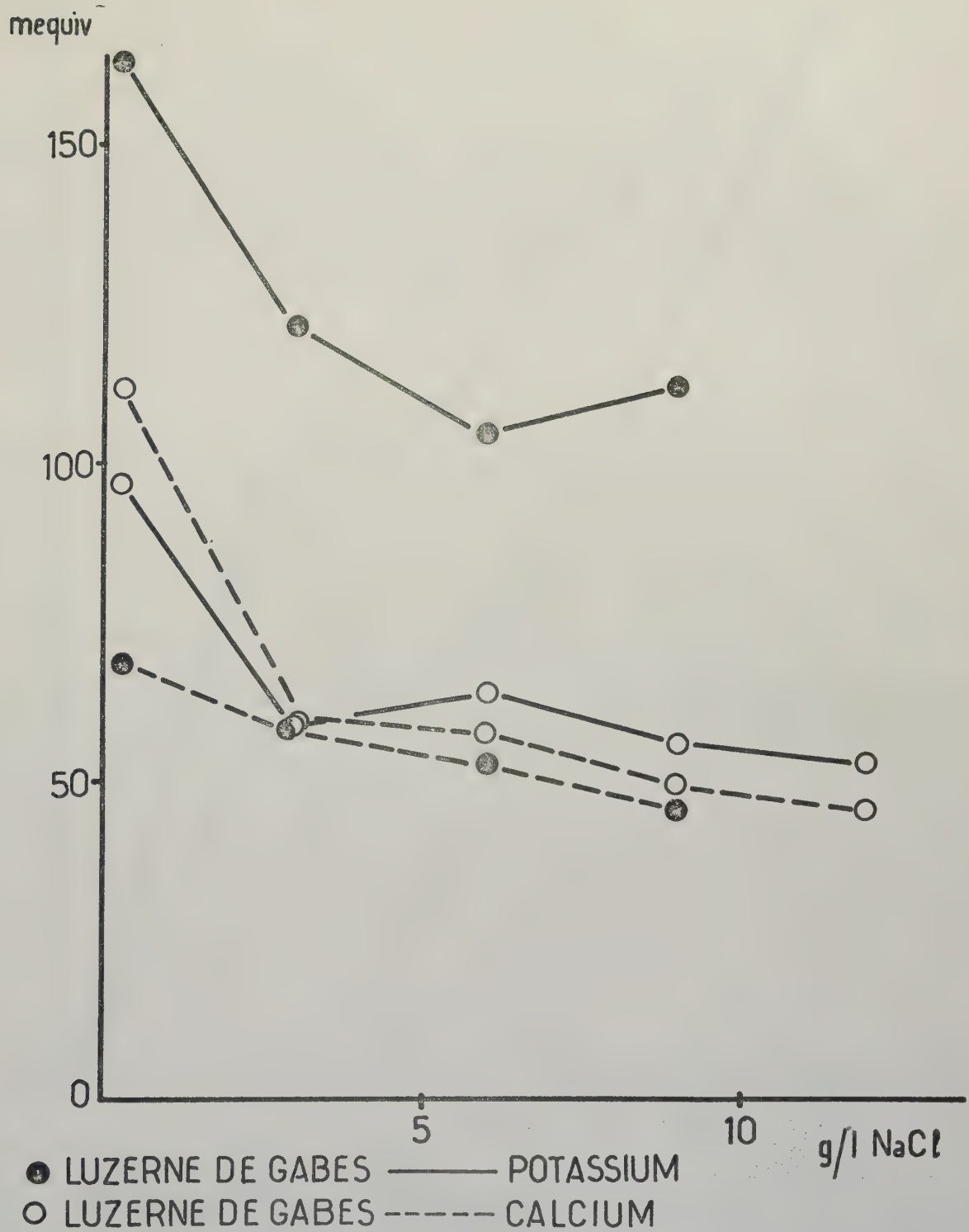


Fig. 11.- Taux du potassium et du calcium dans les parties aériennes (L. de Gabès, Série 1) et les feuilles (L. de Provence, Série 4) en fonction de la concentration du chlorure de sodium du milieu (exprimés en méquiv pour 100 g de matière sèche).

mequiv

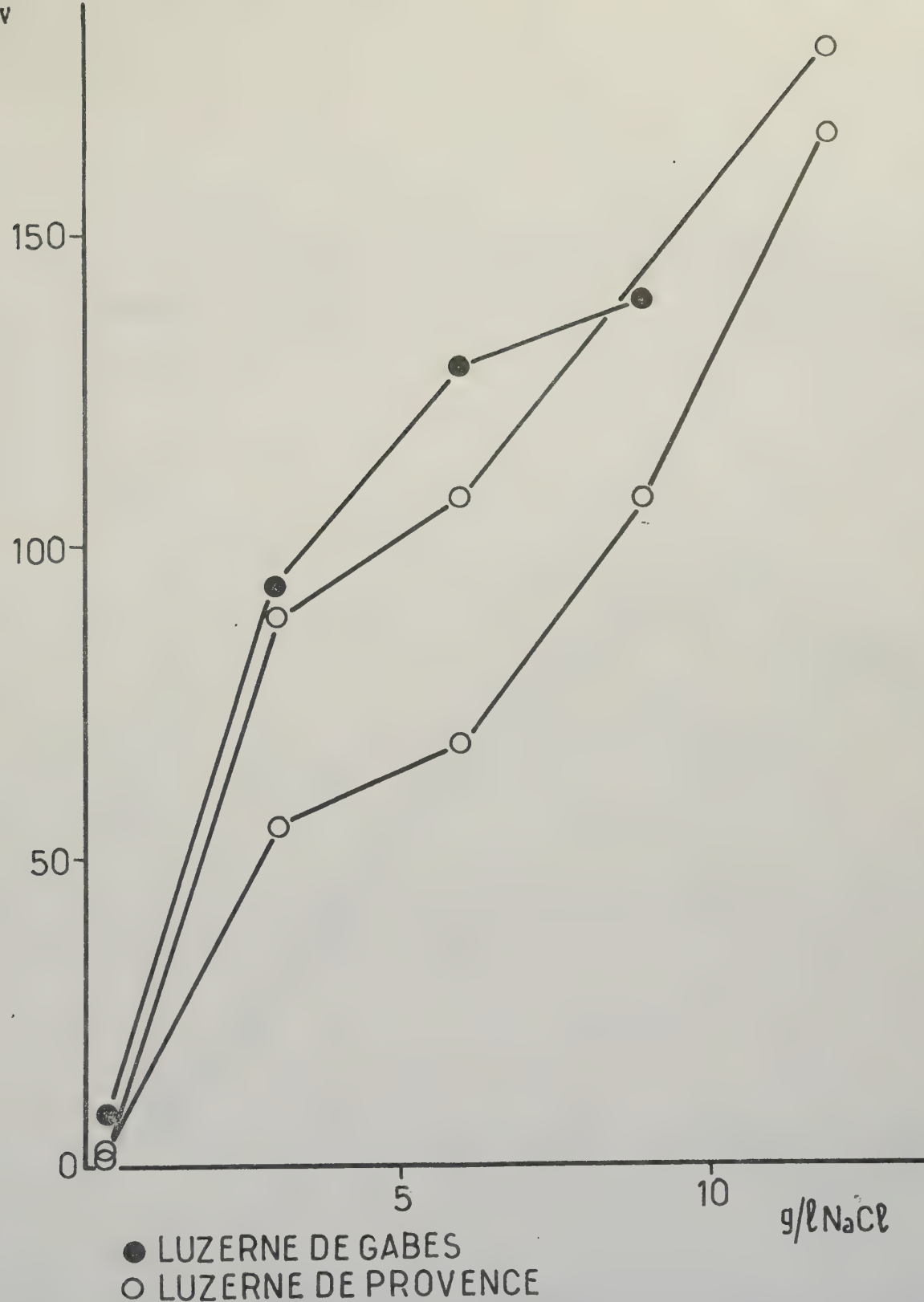


Fig. 12.- Taux du sodium dans les parties aériennes (L. de Gabès, Série 1) et les feuilles (L. de Provence, Séries 3 et 4) en fonction de la concentration du chlorure de sodium du milieu (exprimé en méquiv pour 100 g de matière sèche).

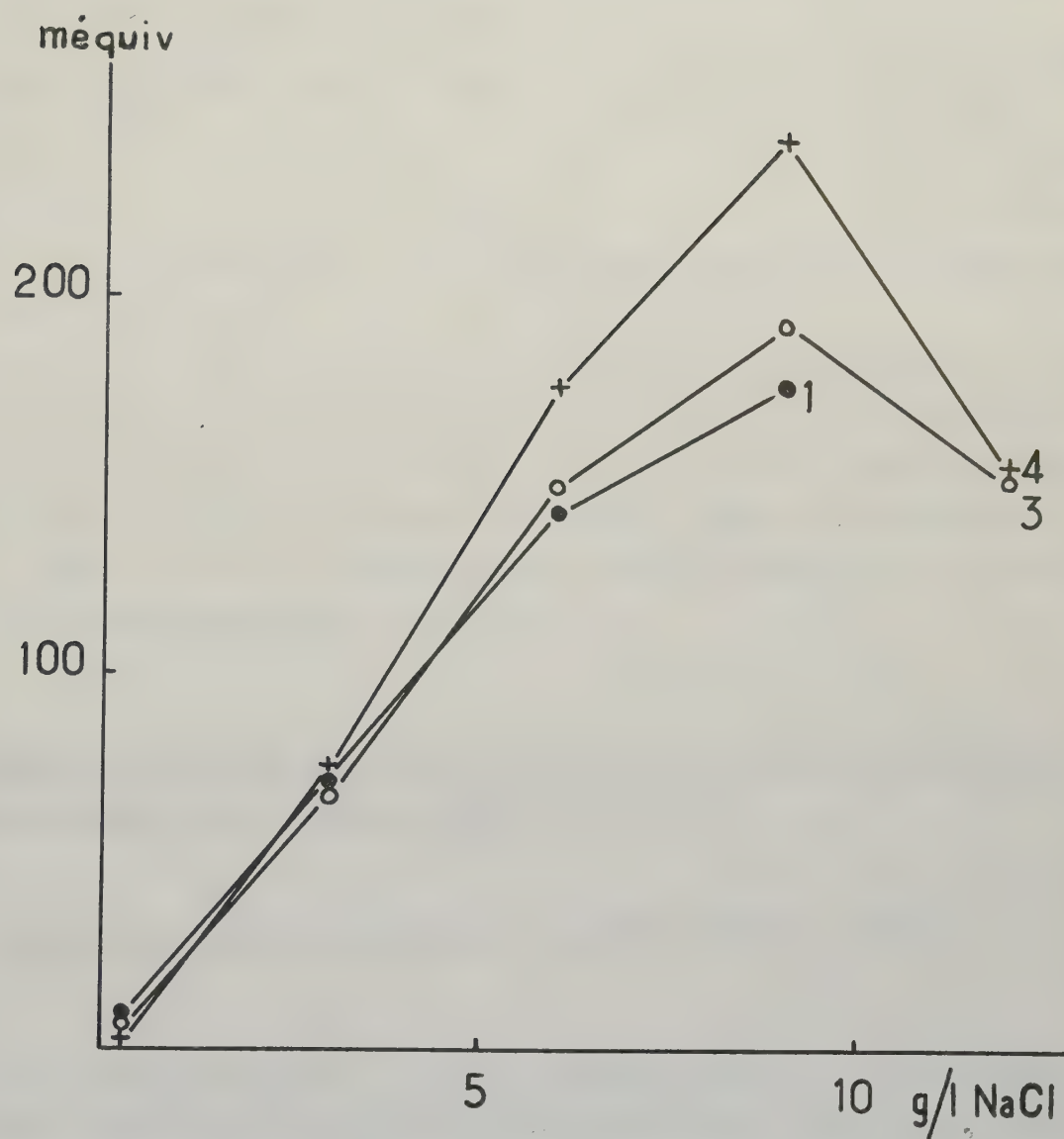


Fig. 13:- Taux du sodium dans les racines en fonction de la concentration du chlorure de sodium du milieu. (exprimé en m équiv. pour 100 g de matière sèche ; L. de Gabès, Série 1 ; L. de Provence, Séries 3 et 4).

dans des solutions nutritives identiques à celles dans lesquelles les plantes avaient été cultivées. Le milieu n'était pas aéré au cours de l'expérience d'absorption. La figure 14 rend compte des résultats obtenus.

En présence de trois grammes de chlorure de sodium par litre, les quantités d'éléments qui pénètrent et demeurent dans les racines, exprimées par rapport à un gramme de matière sèche, sont réduites par rapport au témoin de 34% pour le potassium et 14% pour le calcium. En ce qui concerne le potassium, la réduction est relativement beaucoup plus faible pour les concentrations plus fortes du chlorure de sodium (-42% à 9 g/l NaCl).

Dans les parties aériennes, les quantités d'éléments transportées et accumulées pendant la période considérée diminuent considérablement et régulièrement en fonction de la concentration en chlorure de sodium jusqu'à six grammes par litre, puis plus lentement jusqu'à neuf grammes (À 9 g/l , réduction par rapport au témoin : K - 66% ; Ca - 89%). Contrairement à ce qui se passe dans les racines, la réduction est plus marquée pour le calcium.

II- DEROULEMENT DANS LE TEMPS DE L'ABSORPTION ET DU TRANSPORT DU POTASSIUM, DU CALCIUM, DU SODIUM ET DU CHLORE. EFFETS DE L'AERATION.

A- CONDITIONS DE L'EXPERIENCE. EFFETS DE LONGUE DUREE DE L'AERATION.

Deux séries de plantes (Luzerne de Gabès) ont été cultivées pendant quarante sept jours l'une sur la solution nutritive témoin, l'autre sur le même milieu additionné de chlorure de sodium (une seule concentration : 1 g/l le 19e jour : augmentation de 1 g par litre et par jour jusqu'au 27e jour ; du 27e au 47e jour: 9 g/l). A partir du 27e jour, chaque série a été partagée en deux lots : dans le premier (O) , le milieu n'était soumis à aucune aération forcée ; dans le second (A) , des pompes et des diffuseurs d'aquarium assuraient en permanence le passage à travers la solution nutritive d'un courant de fines bulles d'air.

Dans ces conditions, l'absence d'aération a réduit la croissance pondérale des racines de 39% pour la série témoin (T) et de 38% pour la série salée (+ NaCl); la croissance pondérale des parties aériennes a été très peu affectée (T: - 4%;

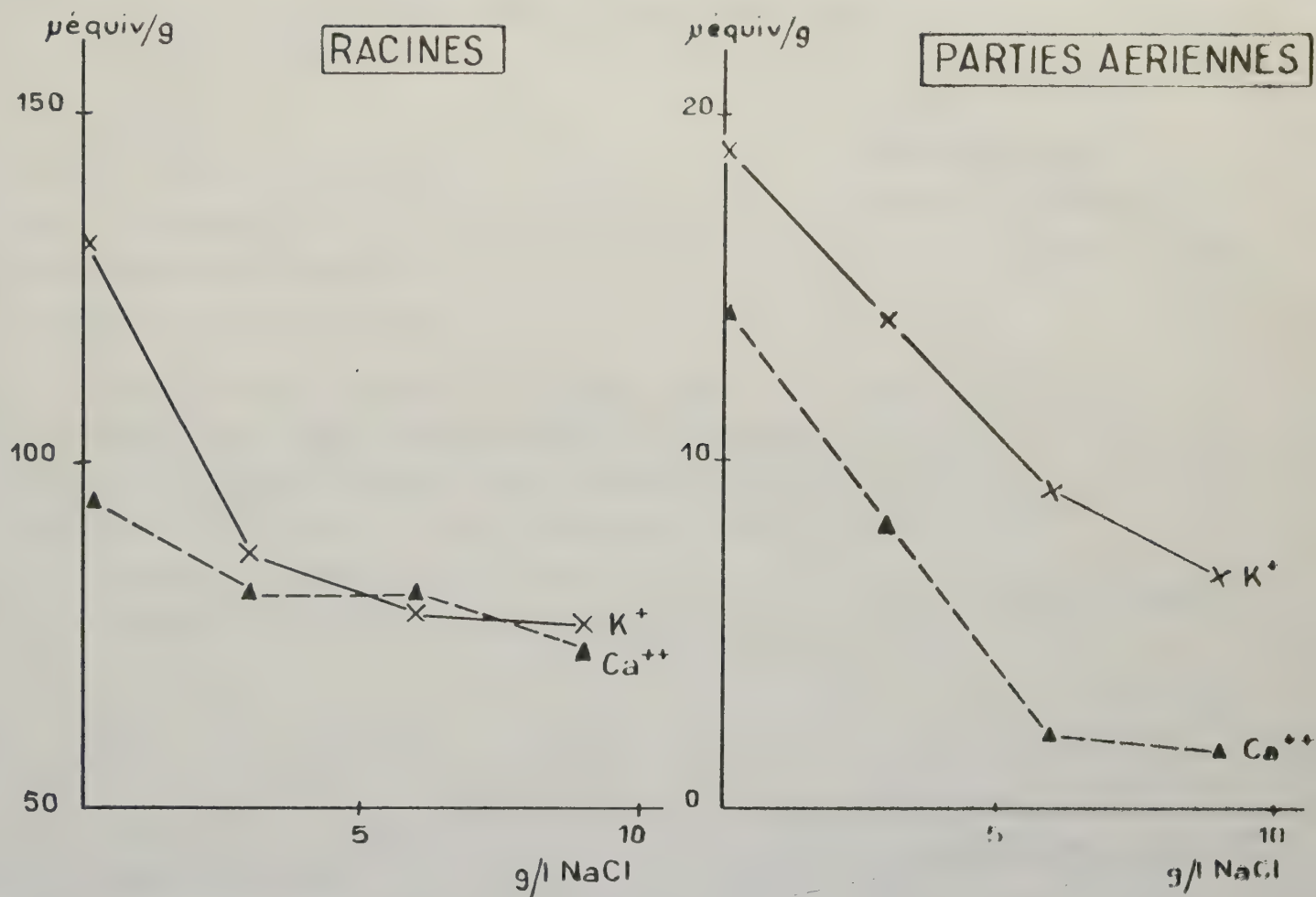


Fig. 14.- Absorption dans les racines et migration vers les parties aériennes du potassium et du calcium en fonction de la concentration du chlorure de sodium du milieu. (L. de Gabès ; durée de l'expérience : 8 h ; résultats exprimés en μ equiv pour un gramme de matière sèche).

+ NaCl : - 17%). Dans la série salée, la croissance pondérale des racines a été réduite par rapport au témoin de 23% chez les plantes aérées ; de 24% chez les autres ; la croissance des parties aériennes a été plus sévèrement freinée que celle des racines (A : - 47% ; O : - 55%).

Dans les racines, le taux du calcium et surtout du potassium diminuent en l'absence d'aération forcée comme en présence de chlorure de sodium (Tableaux XV et XVI). On remarque que l'absence d'aération réduit beaucoup plus sévèrement le taux du potassium chez les témoins (- 66%) que chez les autres plantes (-40%), ce qui n'est pas le cas pour le calcium

Dans les parties aériennes, et en milieu aéré, la présence de chlorure de sodium réduit dans la même proportion les taux du potassium et du calcium ; l'absence d'aération entraîne une diminution plus importante du taux du calcium que de celui du potassium, surtout en milieu salé (Tableaux XV et XVI).

L'absence d'aération en milieu salé réduit considérablement le taux du sodium et du chlore dans les racines, mais non dans les parties aériennes.

Les expériences de courte durée ont été faites le 47^e jour sur des plantes de chaque série (T et 9 g/l NaCl) et de chaque lot (O et A), placées d'une part sur des milieux identiques à ceux utilisés pour la culture, mais contenant du potassium et du calcium marqués (^{45}Ca : 0,1 mCi/l ; ^{42}K : 0,5 mCi/l), d'autre part sur les mêmes milieux contenant du sodium et du chlore marqués (^{25}Na : 0,5 mCi/l ; ^{36}Cl : 10 $\mu\text{Ci/l}$). Des plantes ont été prélevées après 15, 30, 60, 120, 240 et 480 minutes de contact avec les solutions marquées (quatre plantes par traitement et par point). Les plantes élevées en milieu aéré étaient placées sur des milieux soumis également à une aération forcée au cours de l'expérience d'absorption.

L'ensemble des expériences ne pouvait matériellement être réalisée en une seule journée. Il avait donc, dès le semis, été prévu un décalage entre les deux séries, suffisant (une semaine) pour permettre de traiter séparément chaque série, les plantes étant toujours de même âge.

TABLEAU XV

LUZERNE DE GABES - ABSORPTION ET ACCUMULATION DU POTASSIUM, DU CALCIUM, DU SODIUM ET DU CHLORE EN FONCTION DU TEMPS AU COURS D'UNE PERIODE DE HUIT HEURES. TAUX DE CES ELEMENTS.

(Résultats exprimés en micro-équivalents pour un gramme de matière sèche).

TRAITEMENT		RACINES								PARTIES AERIENNES						
		TEMPS EN MINUTES								TAUX	TEMPS EN MINUTES					
											15	30	60	120	240	480
T	O	490	15	30	60	120	240	480			Traces	1	2	7	12	480
	A	1380	18	45	85	104	159	210		630	Traces	2	6	18	45	13
+	O	510	4	9	23	40	70	85		390	Traces	Traces	1	3	9	11
	A	840	5	10	31	39	67	81		700	Traces	Traces	2	4	10	17
T	O	160	37	46	47	50	51	61		470	0	0	Traces	2	4	8
	A	190	48	55	64	64	75	85		870	0	Traces	Traces	2	18	31
+	O	110	12	17	19	26	33	34		210	0	0	0	0	Traces	1
	A	140	30	37	51	61	63	79		530	0	0	0	2	5	24
+	O	600	36	50	67	78	120	217		1250	0	2	4	10	30	85
	A	1740	85	97	111	155	196	297		1140	Traces	2	7	17	46	123
+	O	730	23	34	49	65	103	168		1850	1	2	6	14	31	80
	A	2030	61	75	101	146	233	364		1760	2	3	7	20	47	112

TABLEAU XVI

LUZERNE DE GABES- ABSORPTION ET ACCUMULATION DU POTASSIUM, DU CALCIUM, DU SODIUM ET DU CHLORE EN FONCTION DU TEMPS
AU COURS D' UNE PERIODE DE HUIT HEURES. TAUX DE CES ELEMENTS.

(Taux exprimés en grammes pour 100 g de matière sèche ; teneur en fonction du temps exprimées en milligrammes pour un gramme de matière sèche).

TRAITEMENT		RACINES										PARTIES AERIENNES									
		TAUX		TEMPS EN MINUTES						TAUX		TEMPS EN MINUTES									
				15	30	60	120	240	480			15	30	60	120	240	480				
T	O	1,90	0,70	1,76	3,30	4,04	6,18	8,21				Traces	0,04	0,08	0,28	240	480				
	A	5,40	1,57	2,89	5,31	7,68	13,5	22,4				0,02	0,07	0,22	0,70	1,74	2,40				
	O	1,97	0,16	0,37	0,89	1,57	2,74	3,30				Traces	0,02	0,04	0,11	0,34	0,41				
+ NaCl	A	3,29	0,19	0,39	1,20	1,51	2,61	3,14				Traces	0,02	0,07	0,16	0,39	0,68				
	O	0,32	0,74	0,91	0,94	1,01	1,02	1,21				0	0	Traces	0,04	0,07	0,15				
	A	0,38	0,97	1,09	1,29	1,28	1,49	1,70				0	Traces	0,01	0,04	0,35	0,63				
+ NaCl	O	0,22	0,24	0,35	0,38	0,53	0,65	0,68				0	0	0	0	Traces	0,02				
	A	0,28	0,61	0,73	0,01	1,22	1,26	1,58				0	0	0	0,04	0,10	0,47				
	O	1,37	0,83	1,15	1,54	1,80	2,76	5				0	0,04	0,10	0,23	0,69	1,95				
+ NaCl	A	4,01	1,95	2,24	2,54	3,56	4,52	6,83				Traces	0,04	0,17	0,39	1,05	2,83				
	O	2,59	0,82	1,19	1,75	2,29	3,67	5,97				0,05	0,08	0,20	0,49	1,11	2,82				
	A	7,21	2,18	2,66	3,59	5,16	8,26	12,9				0,06	0,12	0,26	0,72	1,66	3,99				

B- DEROULEMENT DANS LE TEMPS DE L'ABSORPTION DANS LES RACINES.

(Tableaux XV et XVI - Fig. 15 à 18)

1) Potassium.

Chez les témoins, la première partie de la courbe est fortement ascendante et pratiquement linéaire de l'origine à la fin de la première heure. De la seconde à la huitième heure, la courbe reste très nettement ascendante chez les plantes aérées et légèrement ascendante chez les autres. L'absence d'aération entraîne une diminution d'absorption très marquée : de l'ordre de 40 à 55% jusqu'à la quatrième heure, elle augmente encore par la suite (-64%).

En présence de neuf grammes par litre de chlorure de sodium , les quantités de potassium pénétrant et demeurant dans les racines diminuent considérablement (la différence est de l'ordre de 80% entre le lot témoin aéré et le lot salé aéré; elle ne varie guère au cours du temps). Il est remarquable que l'effet de l'aération soit pratiquement nul en milieu salé.

2) Calcium.

Beaucoup plus nettement que pour le potassium, la courbe se décompose toujours en deux branches, la première fortement ascendante (point d'inflexion après les quinze premières minutes) , la seconde de pente rapidement décroissante.

Pendant les trente premières minutes, les plantes absorbent et retiennent toujours plus de calcium que de potassium (exprimés en équivalents). L'inverse est vrai par la suite.

L'effet des traitements est très différent de ce qu'on observe dans le cas du potassium : l'absence d'aération diminue l'absorption du calcium en milieu témoin comme en milieu salé ; en milieu aéré, la présence de chlorure de sodium , ne semble exercer un effet dépressif notable que pendant la première heure (15 mn : - 37%) ; 30 mn : - 33% ; 60 mn : - 20% ; 480 mn : - 7%).

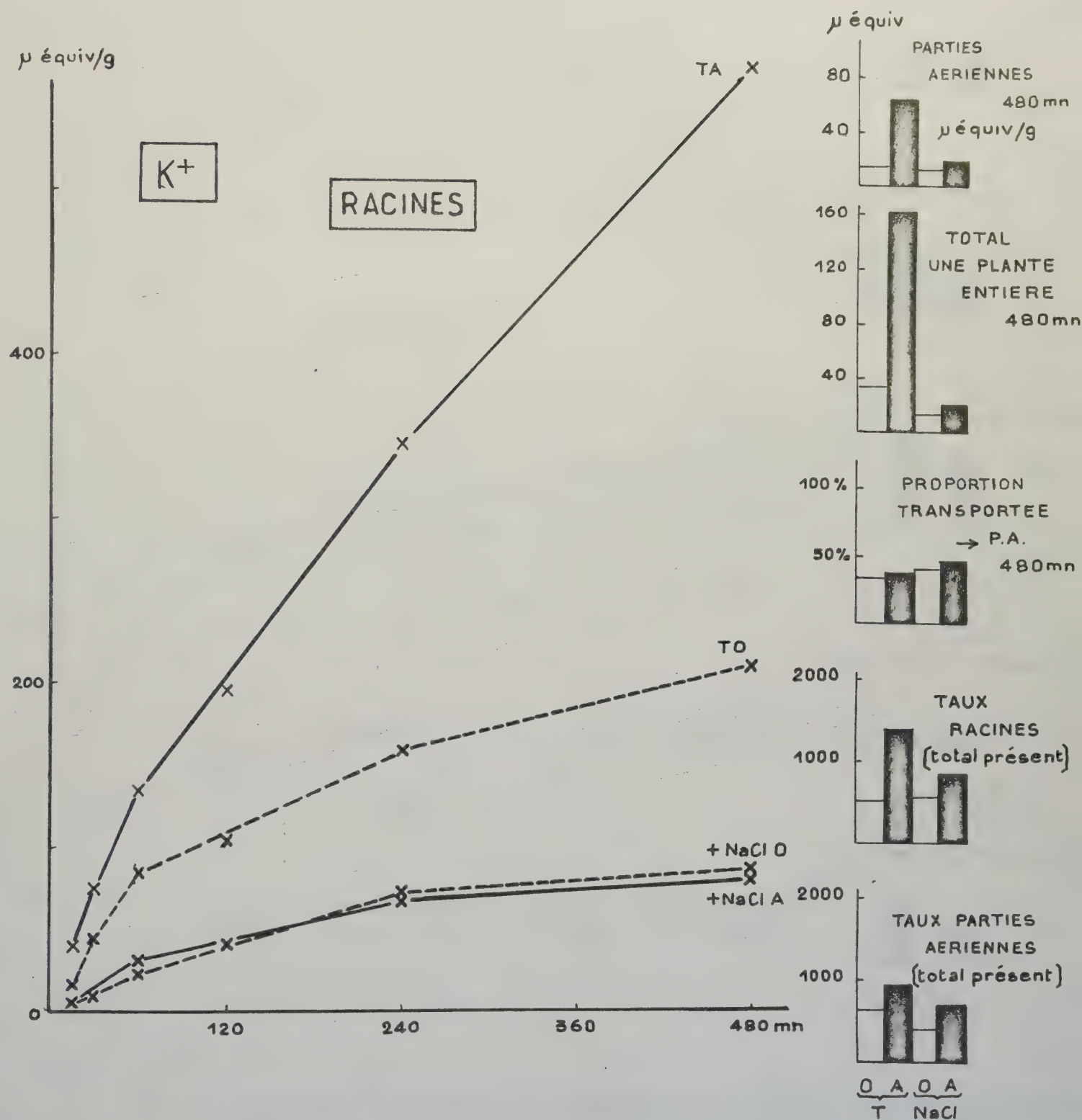


Fig. 15.- Absorption, transport et accumulation du potassium en fonction du temps, de la présence du chlorure de sodium et de l'aération du milieu (L. de Gabès).

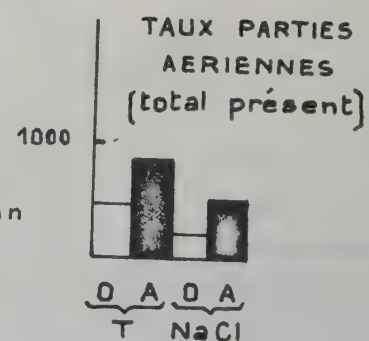
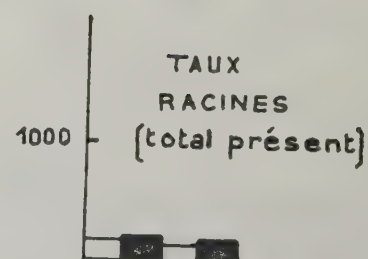
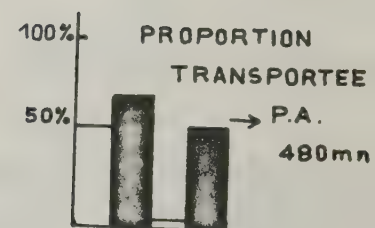
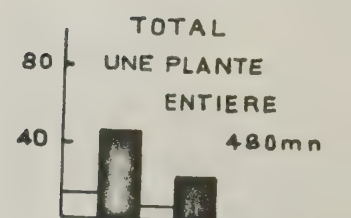
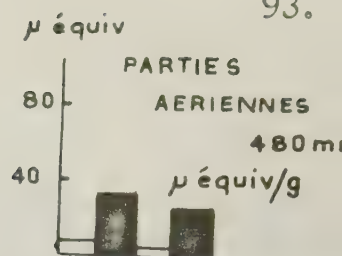
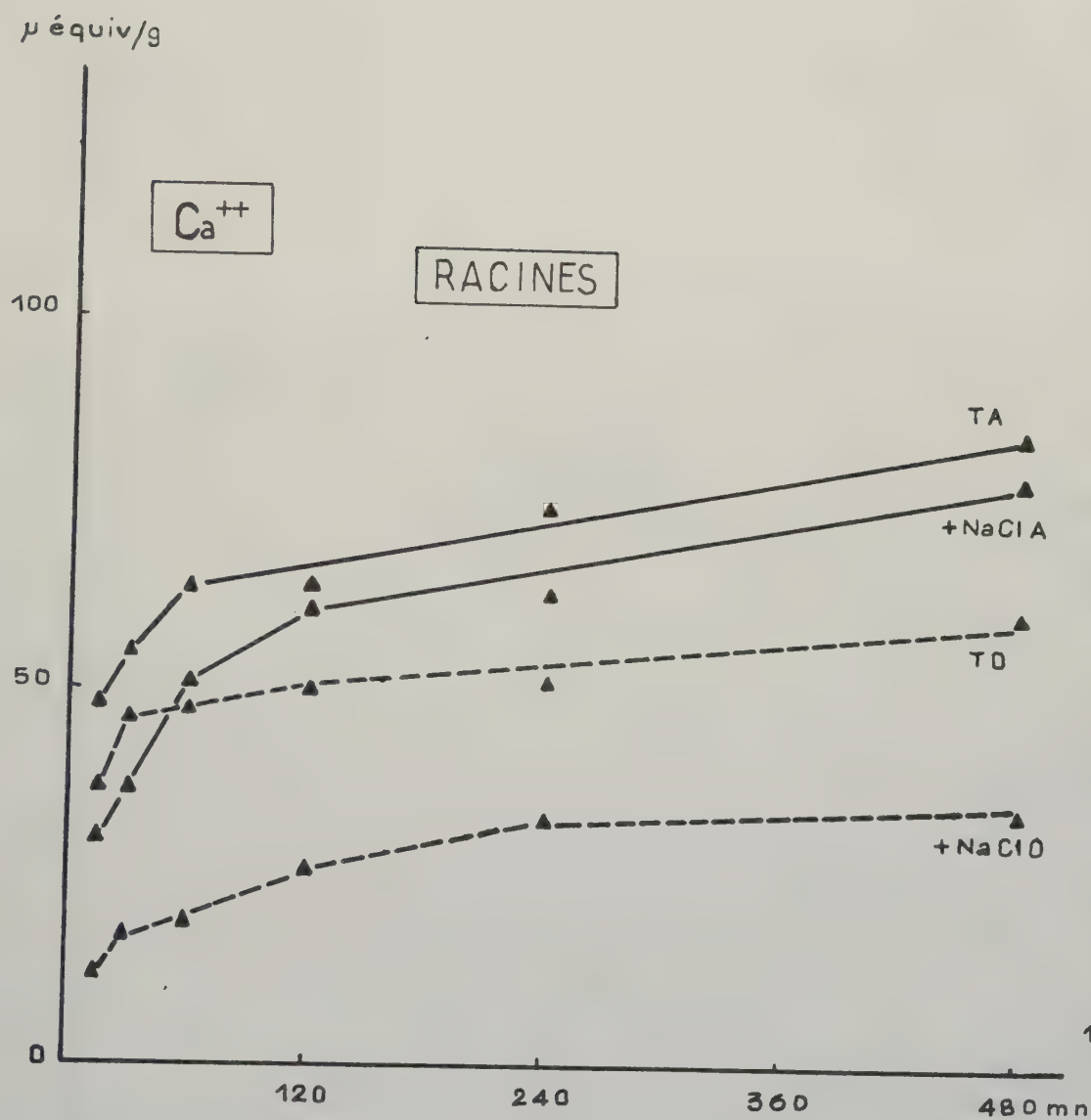


Fig. 16.- Absorption, transport et accumulation du calcium en fonction du temps, de la présence du chlorure de sodium et de l'aération du milieu (L. de Gabès).

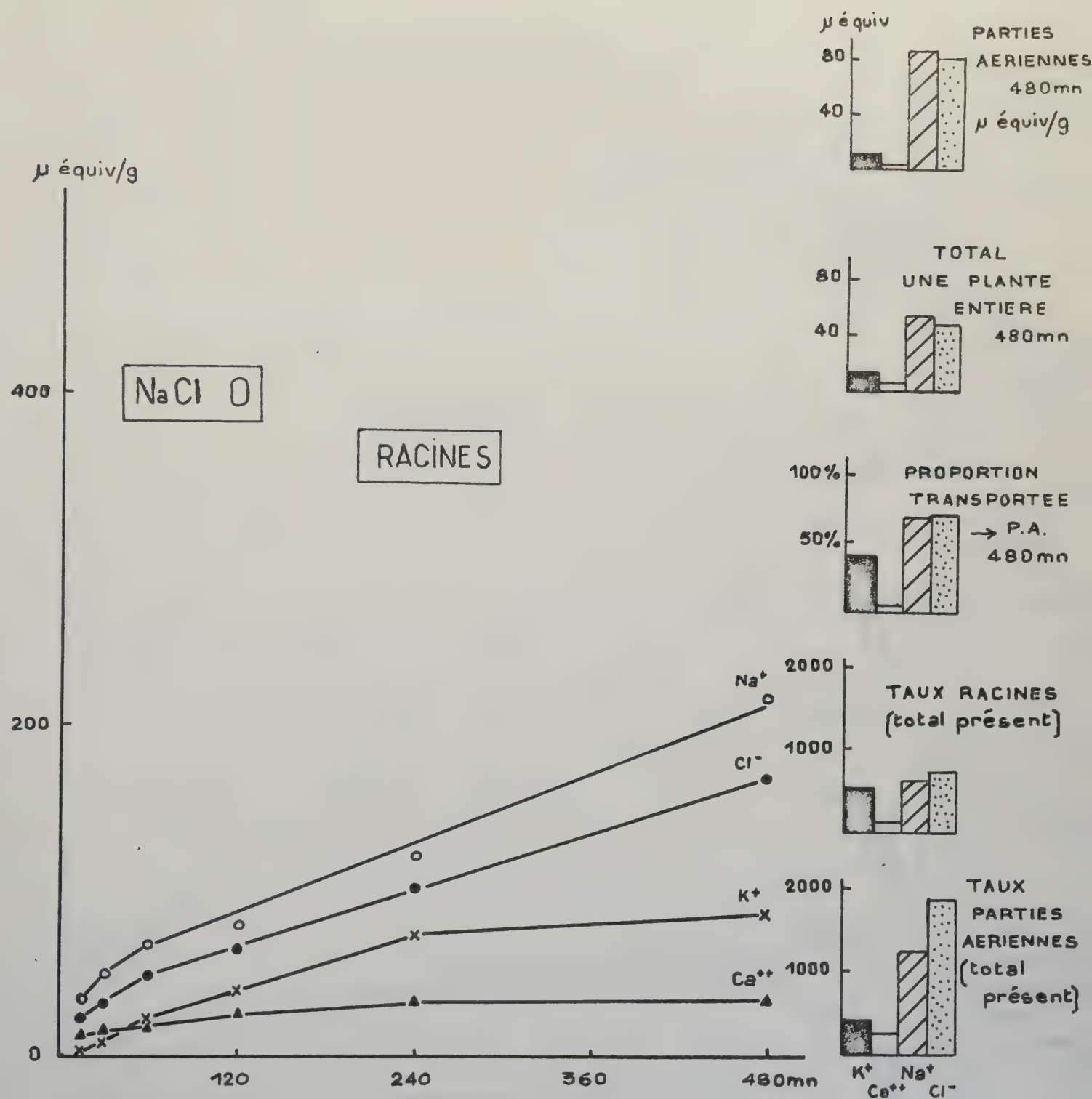


Fig. 17.- Absorption, transport et accumulation du potassium, du calcium, du sodium et du chlore en milieu sale non aéré (L. de Gabès ; 9 g/l NaCl).

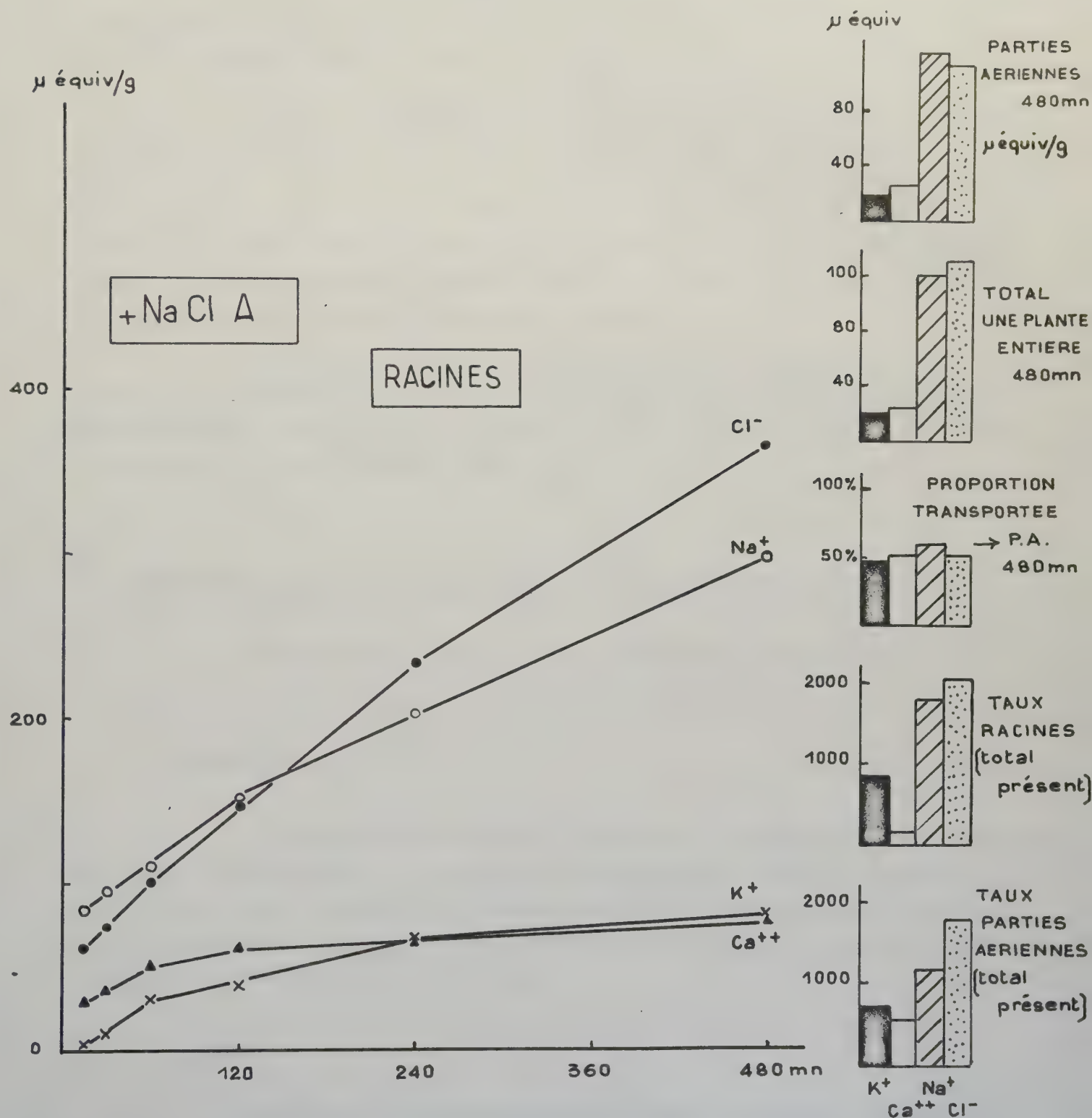


Fig. 18.- Absorption, transport et accumulation du potassium, du calcium, du sodium et du chlore en milieu sale aéré (L. de Gabès ; 9 g/l NaCl).

3) Sodium et chlore.

Pour les deux éléments on observe une première phase plus rapide de l'absorption, mais les courbes ne cessent pas, pendant la période et à la concentration considérées, d'être fortement ascendantes, surtout en milieu aéré.

L'absence d'aération freine l'absorption des deux éléments. Cet effet dépressif a une intensité relativement constante au cours du temps dans le cas du chlore (15 mn : - 62% ; 120 mn : - 56% ; 480 mn : - 54%), une intensité décroissante dans le cas du sodium (15 mn : - 58% ; 120 mn : - 50% ; 480 mn : - 27%). Il en résulte qu'en milieu aéré les deux courbes se recoupent pendant les deux premières heures, les plantes absorbent plus de sodium que de chlore, puis, de la troisième à la huitième heure, plus de chlore que de sodium.

En l'absence d'aération, les quantités de sodium qui pénètrent et demeurent dans les racines sont toujours légèrement supérieures aux quantités de chlore. En aucun cas cependant le rapport Cl^- / Na^+ n'est très différent de l'unité (milieu aéré : 1,2 ; milieu non aéré : 0,8).

C- DEROULEMENT DANS LE TEMPS DE LA MIGRATION VERS LES PARTIES AERIENNES.

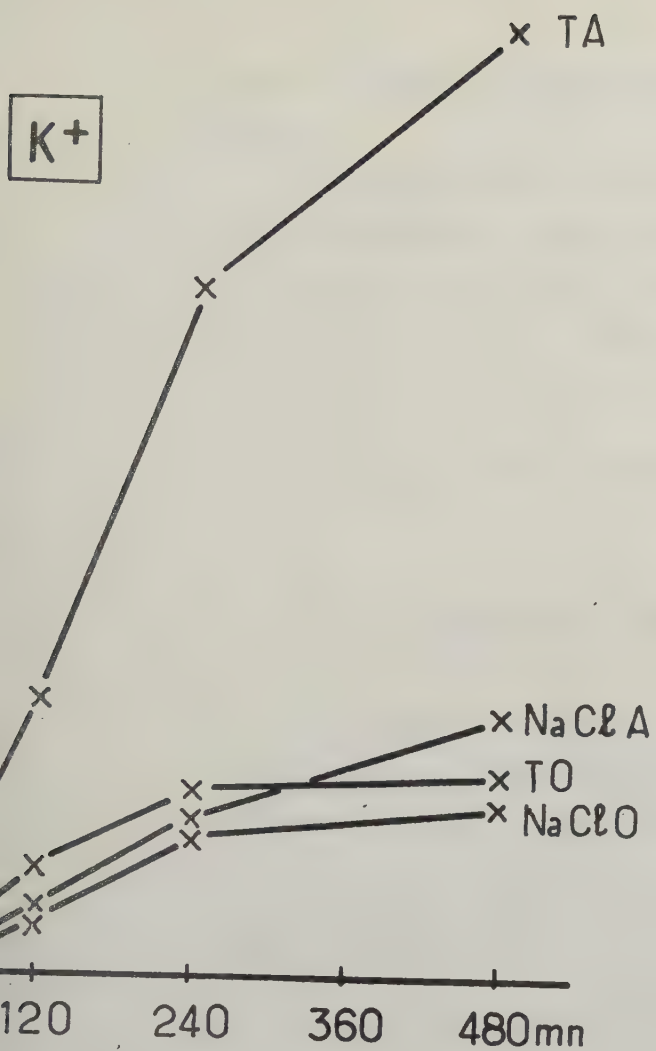
(Tableaux XV et XVI ; Fig.19 et Cartons des Fig.15 à 18).

1) Potassium.

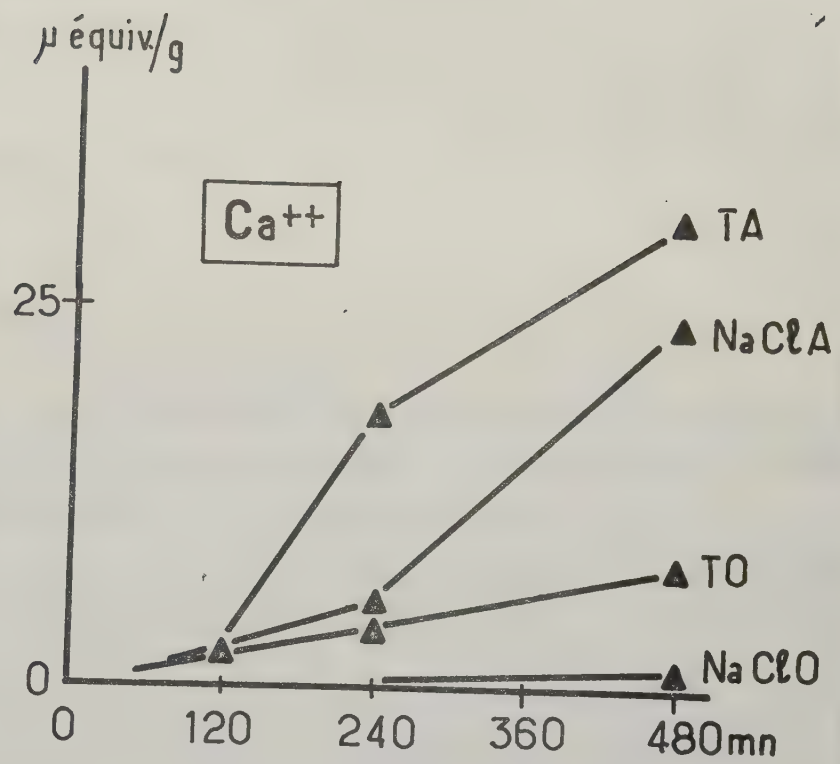
La réduction des quantités de potassium transportées vers les parties aériennes est considérable et du même ordre de grandeur en présence de chlorure de sodium et, chez le témoin, en l'absence d'aération. L'effet dépressif de l'absence d'aération sur le transport vers les parties aériennes est donc plus marqué que celui qui s'exerce au niveau des racines.

2) Calcium .

On retrouve les phénomènes observés dans les racines : l'effet dépressif de l'absence d'aération est beaucoup plus marqué que celui du chlorure de sodium et s'exerce en milieu salé comme en milieu témoin : au bout de huit heures, on



PARTIES AERIENNES



19.- Migration du potassium et du calcium vers les parties aériennes (L. de Gabès ; témoin et 9 g/l NaCl).

trouve 31 $\mu\text{equiv/g}$ de calcium dans le lot TA, 8 dans TO, 24 dans + NaCl A et 1 dans + NaCl O.

La migration du calcium est, comme on l'a souvent observé, plus lente que celle du potassium ; il faut trente minutes pour que le calcium parvienne aux tiges dans le lot TA, une heure dans le lot TO, deux et quatre heures respectivement chez les plantes de milieu salé, aéré ou non, alors qu'au bout de quinze minutes on trouve des traces de potassium dans les tiges de toutes les plantes. Par rapport aux quantités présentes dans les racines, les quantités de calcium transportées sont nettement plus importantes que les quantités de potassium.

3) Sodium et chlore.

Le sodium et le chlore sont transportés tous deux rapidement vers les parties aériennes (décelables au bout de quinze minutes) et sensiblement à la même vitesse (Cl^-/Na^+ , 8 h : milieu aéré : 1,1 ; milieu non aéré : 1,1).

L'absence d'aération réduit les quantités transportées en huit heures de 31% dans le cas du sodium et de 29% dans le cas du chlore.

III- CONCLUSIONS.

Ces résultats montrent que :

1) La Luzerne de Gabès et la Luzerne de Provence , cultivées dans les mêmes milieux salés , absorbent et accumulent des quantités de sodium et de chlore comparables. On n'a pu mettre en évidence de différence entre les deux espèces en ce qui concerne les conséquences de la présence du sodium et du chlore sur l'alimentation en potassium et en calcium.

2) Dans la gamme de concentration allant de trois à neuf grammes par litre de chlorure de sodium, la Luzerne absorbe et accumule, par rapport à un poids donné de matière sèche, des quantités de chlore et de sodium croissant sensiblement

dans les mêmes proportions que les concentrations de ces éléments dans le milieu. Au delà de neuf grammes par litre, il semble que l'absorption et l'accumulation dans les racines diminuent.

Le rapport Cl^-/Na^+ n'est jamais très différent de l'unité.

Suivant le traitement, les racines peuvent être plus ou moins riches en chlore et en sodium que les parties aériennes, mais des quantités importantes de ces deux éléments parviennent toujours aux tiges comme aux feuilles.

L'aération du milieu stimule l'absorption de ces deux éléments dans la racine, comme, et dans les mêmes proportions, que leur transport vers les parties aériennes.

3) La présence du chlorure de sodium, dans le milieu et dans la plante, exerce une action dépressive sur l'absorption, le transport et l'accumulation du potassium et du calcium. L'importance de cette action diminue en valeur relative quand la concentration du chlorure de sodium augmente. Ceci s'observe surtout pour le potassium et dans les expériences de longue comme de courte durée.

Les résultats obtenus en présence ou en absence d'aération forcée du milieu mettent bien en évidence le fait que le chlorure de sodium n'agit pas de la même manière à l'égard du potassium et du calcium.

Dans le cas du potassium, l'action dépressive du chlorure de sodium est telle que l'effet stimulant de l'aération, extrêmement marqué en milieu témoin, est, en milieu salé, nul pour les racines et très faible pour les parties aériennes. Les racines des témoins non aérés absorbent nettement plus de potassium que celles des plantes aérées de milieu salé.

Dans le cas du calcium au contraire, l'effet dépressif exercé par l'absence d'aération domine celui du chlorure de sodium ; il est très nettement marqué en milieu témoin comme en milieu salé. Les plantes aérées de milieu salé absorbent, transportent et accumulent plus de calcium que les témoins non aérés.

CHAPITRE IV

ACTIVITE RESPIRATOIRE

Nous avons mesuré, en utilisant la méthode manométrique de Warburg, l'intensité respiratoire de plantes entières ou d'organes isolés des deux espèces étudiées, en fonction de la concentration du chlorure de sodium dans le milieu et dans la plante. Le quotient respiratoire de racines et de feuilles détachées a été déterminé chez la Luzerne de Provence.

I- INTENSITE RESPIRATOIRE.

Les mesures ont porté sur une période de deux heures et ont été faites en milieu de journée. Dans le cas des feuilles détachées ou des pousses sommitales, l'emploi de petits flacons (capacité : 15 ml) permettait de faire toutes les mesures d'une série en même temps. Dans le cas des plantes entières ou des racines excisées (ensemble des racines d'une plante) , l'emploi de grands flacons (capacité : 80 et 60 ml) obligeait à faire les mesures d'une même série en deux opérations successives, en répétant les déterminations sur le témoin, d'où le mode d'expression généralement adopté, les valeurs absolues des résultats n'étant fournies qu'à titre d'indication et sous cette réserve. Dans les fioles du respiromètre, les tissus étaient placés dans ou sur la solution nutritive correspondant à chaque traitement.

Les valeurs expérimentales de l'intensité respiratoire sont exprimées en micro-litres d'oxygène absorbés par heure et par gramme de tissu frais ou sec.

Chaque point représente une moyenne calculée à partir de trois à cinq mesures.

1- LUZERNE DE GABES.

Les plantes utilisées étaient âgées d'une quarantaine de jours ; la durée du séjour sur le milieu le plus riche en sel (12 g/l) était de douze à quatorze jours. Des cultures d'hiver nous ont fourni des individus de petite taille (poids moyen : 90 à 60 mg de matière sèche, suivant les traitements) qui nous ont permis de faire des mesures sur plantes entières.

a) Effet de la présence du chlorure de sodium dans le milieu (de culture et de mesure) et dans la plante.

Les fioles du respiromètre contenaient les solutions nutritives sur lesquelles les plantes avaient été cultivées.

Le tableau XVII rassemble les résultats obtenus, exprimés, par rapport à la matière fraîche et sèche, pour cent du témoin, La figure 20 traduit graphiquement les mêmes résultats exprimés en valeur absolue.

TABLEAU XVII

LUZERNE DE GABES- INTENSITE RESPIRATOIRE

($\mu\text{l O}_2/\text{h/g}$ - pour cent du témoin)

ORGANE	PAR RAPPORT A LA MATIERE FRAICHE					PAR RAPPORT A LA MATIERE SECHE				
	T	NaCl 3 g/l	NaCl 6 g/l	NaCl 9 g/l	NaCl 12 g/l	T	NaCl 3 g/l	NaCl 6 g/l	NaCl 9 g/l	NaCl 12 g/l
PLANTE ENTIERE	100	116	147	143	112	100	120	138	120	87
	100	-	-	116	-	100	-	-	97	-
RACINES	100	105	126	114	104	100	105	139	115	102
	100	-	-	121	-	100	-	-	122	-

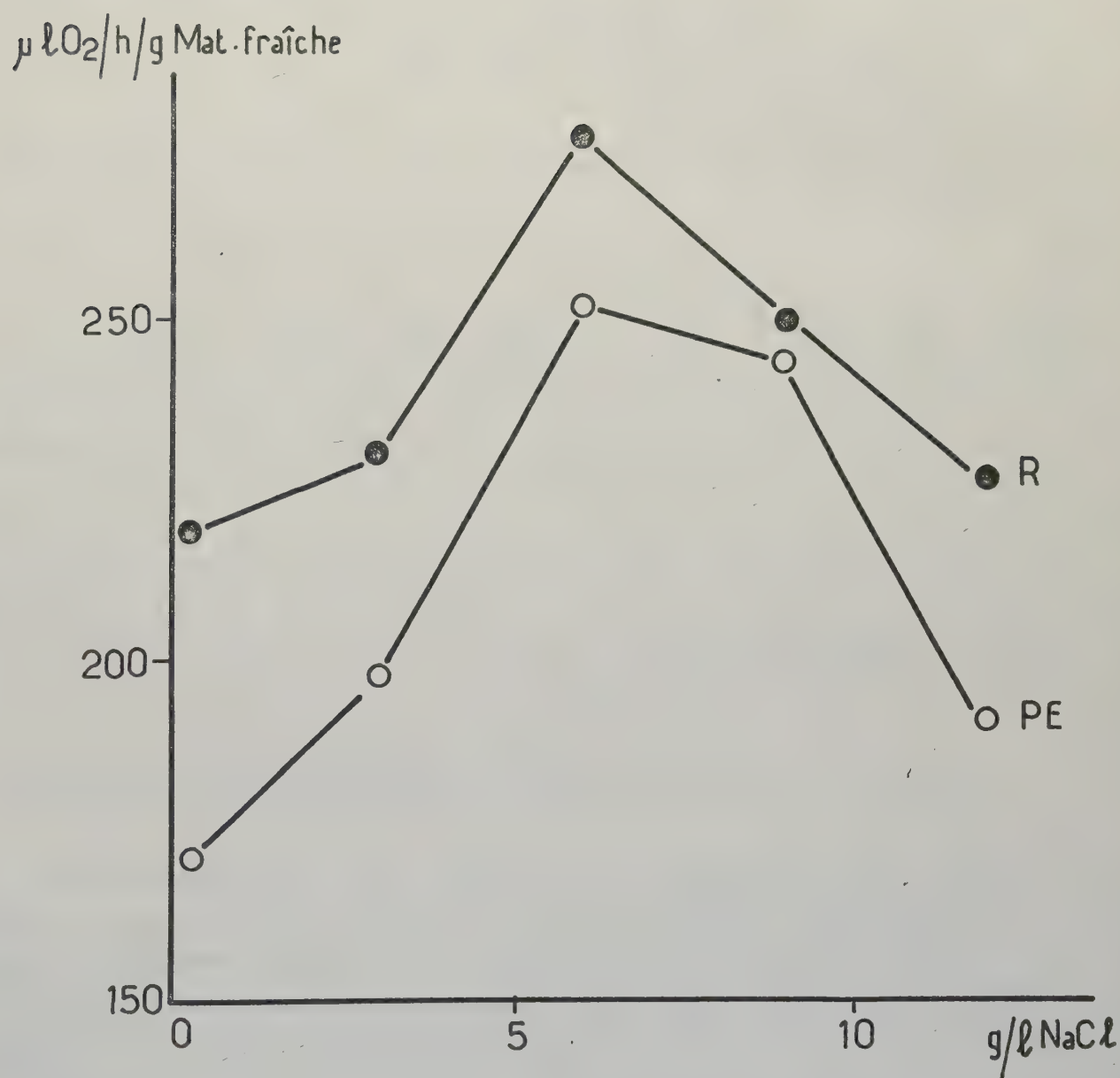


Fig. 20.- Intensité respiratoire en fonction de la concentration du chlorure de sodium du milieu (L. de Gabès ; plante entière et racines).

b) Effet de la présence du chlorure de sodium dans les tissus.

Les plantes ont été cultivées sur les milieux habituels. Les fioles du respiromètre contenaient toutes de la solution nutritive témoin. Le tableau XVIII rassemble les résultats obtenus.

TABLEAU XVIII

LUZERNE DE GABES- INTENSITE RESPIRATOIRE MESUREE EN MILIEU TEMOIN.

	PLANTE ENTIERE					RACINES				
	T	NaCl 3 g/l	NaCl 6 g/l	NaCl 9 g/l	NaCl 12 g/l	T	NaCl 3g/l	NaCl 6 g/l	NaCl 9 g/l	NaCl 12 g/l
$\mu\text{l O}_2/\text{h/g}$ matière fraîche	198	201	231	233	-	197	221	235	207	185
Pour cent témoin matière fraîche	100	101	117	118	-	100	112	119	105	94
Pour cent témoin matière sèche	100	106	108	99	-	100	110	131	106	92

c) Effet de la présence du chlorure de sodium dans le milieu de mesure.

Les plantes ont toutes été cultivées sur le milieu témoin. Les fioles du respiromètre contenaient les solutions nutritives correspondant aux différents traitements. Les plantes entières ou les racines excisées étaient placées dans les fioles au début de la période de mesure. Le tableau XIX rassemble les résultats obtenus.

TABLEAU XIX

LUZERNE DE GABES - INTENSITE RESPIRATOIRE DE PLANTES TEMOINS PLACEES EN MILIEU SALE.

	PLANTE ENTIERE					RACINES				
	T	NaCl 3g/l	NaCl 6g/l	NaCl 9g/l	NaCl 12g/l	T	NaCl 3g/l	NaCl 6g/l	NaCl 9g/l	NaCl 12g/l
$\mu\text{l O}_2/\text{h/g}$ matière fraîche	216	220	217	221	213	284	265	280	264	240
Pour cent témoin matière fraîche	100	102	101	102	99	100	93	99	93	85

d) Effet de l'aération du milieu de culture.

Chez la Luzerne comme chez d'autres genres (van der HEIDE; de BOER-BOLT, van RAALTE, 1963) , les racines des plantes cultivées dans une solution nutritive non aérée ont, placées dans les conditions du respiromètre de Warburg, une intensité respiratoire, plus élevée, double environ de celle des racines des plantes aérées.

		Témoin	
		A	O
$\mu\text{l O}_2/\text{h} / \text{g}$ matière fraîche	(.....	130	244
	(.....	130	211

On n'observe pas de différence entre plantes aérées et non aérées quand on mesure l'intensité respiratoire des parties aériennes.

2) LUZERNE DE PROVENCE

Les plantes utilisées étaient âgées de trente à quarante jours; la durée du séjour sur le milieu le plus riche en sel (12 g/l) était de dix à quinze jours. Les plantes étant trop grandes, les mesures ont été faites sur des racines, des pousses sommitales (trois feuilles dépliées).

Les fioles du respiromètre contenaient les solutions nutritives sur lesquelles les plantes avaient été cultivées.

Le tableau XX rassemble les résultats obtenus, exprimés par rapport à la matière fraîche et à la matière sèche, pour cent du témoin (la valeur absolue de certains de ces résultats est indiquée au tableau XXI).

TABLEAU XX

LUZERNE DE PROVENCE-INTENSITE RESPIRATOIRE

($\mu\text{l O}_2/\text{h/g}$ - pour cent du témoin).

	PAR RAPPORT A LA MATIERE FRAICHE					PAR RAPPORT A LA MATIERE SECHE				
	T	NaCl 3g/l	NaCl 6g/l	NaCl 9g/l	NaCl 12g/l	T	NaCl 3g/l	NaCl 6g/l	NaCl 9g/l	NaCl 12g/l
RACINES	100	112	141	111	82	100	117	139	110	78
	100	-	114	-	108	-	-	-	-	-
	100	-	111	-	108	-	-	-	-	-
POUSSE SOMMITALE	100	99	107	84	72	100	101	109	85	65
FEUILLE	100	101	106	99	97	100	99	106	99	95
	100	121	126	111	-	100	113	116	102	88
	100	101	121	86	83	-	-	-	-	-

II- QUOTIENT RESPIRATOIRE.

L'absorption d'oxygène et le dégagement de gaz carbonique ont été mesurés pour la racine intacte et la troisième feuille de la pousse sommitale de plantes de Luzerne de Provence âgées d'une quarantaine de jours et cultivées dans les conditions habituelles. Les résultats, exprimés par rapport à la matière fraîche, sont rassemblés dans le tableau XXI.

III- CONCLUSIONS.

Ces résultats montrent que:

1) L'activité respiratoire de la Luzerne de Gabès cultivée en présence de chlorure de sodium, qu'elle soit appréciée par rapport à la matière fraîche ou à la matière sèche, sur la plante entière ou sur les racines excisées, augmente jusqu'à une concentration de six grammes par litre (augmentation de l'ordre de 40% par rapport au témoin). Au delà de cette concentration, elle diminue; exprimée par rapport à la matière sèche, l'intensité respiratoire des plantes entières cultivées en présence de douze grammes par litre de chlorure de sodium est inférieure à celle du témoin.

2) Cette action, d'abord stimulante, puis dépressive, du chlorure de sodium ne peut être ramenée à un effet de la pression osmotique ou de la concentration en ions du milieu au moment de l'expérience, en effet :

a) Elle se retrouve, avec une ampleur exactement comparable, quand les fioles du respiromètre contiennent toutes le même milieu témoin dépourvu de chlorure de sodium. Les différences observées dans ce cas ne peuvent être imputées qu'à l'effet du milieu interne.

b) Elle n'existe pas quand des plantes (ou des racines), cultivées sur milieu témoin, sont placées dans le respiromètre, pendant le temps de l'expérience (deux heures), en présence de chlorure de sodium.

En opérant ainsi, on observe seulement une diminution de l'intensité respiratoire des racines dans le milieu le plus concentré (12 g/l).

TABLEAU XXI

LUZERNE DE PROVENCE - QUOTIENT RESPIRATOIRE

($\mu\text{l O}_2$ ou CO_2 / h / g matière fraîche)

	RACINE (Mesures individuelles)			FEUILLE (Moyennes de deux mesures)					
	11 h 30-13 h 30			14 h 45-16 h 45			13 h 30-15 h 45		
	O_2	CO_2	CO_2/O_2	O_2	CO_2	CO_2/O_2	O_2	CO_2	CO_2/O_2
TEMOIN	204	191	0,94	257	222	0,86	629	681	1,08
3g/1 NaCl	-	-	-	-	-	-	624	629	1,01
6 "	232	264	1,14	286	326	1,14	795	903	1,13
9 "	-	-	-	-	-	-	544	600	1,11
12 "	220	208	0,94	278	230	0,83	522	602	1,15

3) En ce qui concerne la Luzerne de Provence, les différences entre les expériences successives sont du même ordre de grandeur que celles qui pourraient être relevées entre les résultats dont nous disposons pour les deux espèces.

On peut conclure que l'action du chlorure de sodium sur l'activité respiratoire de la Luzerne de Provence est sinon identique, du moins très proche de celle qu'il exerce sur la Luzerne de Gabès.

Les résultats obtenus sur la Luzerne de Provence montrent que l'action stimulante, toujours maximale à la concentration de six grammes par litre, peut dans certaines expériences être peu marquée (de l'ordre de 10% par rapport au témoin, qu'il s'agisse de feuilles ou de racines); l'action dépressive des concentrations les plus élevées (12, et parfois 9g/1) est bien marquée, surtout pour la pousse sommitale.

4) Chez la feuille détachée, respirant à l'obscurité, l'absorption d'oxygène et le dégagement de gaz carbonique augmentent, puis diminuent sensiblement dans les mêmes proportions, en fonction de la concentration en chlorure de sodium, la valeur du quotient respiratoire est voisine de 1,1 pour tous les traitements.

Chez la racine, pour le traitement qui détermine l'activité respiratoire maximale, on constate que le dégagement de gaz carbonique augmente plus que l'absorption d'oxygène ; il en résulte une valeur du quotient respiratoire de 1,15 alors que les valeurs mesurées pour le témoin et le traitement le plus salé sont de l'ordre de 0,8 - 0,9.

CHAPITRE V

GLUCIDES ET ACIDES ORGANIQUES

L'étude de l'ajustement osmotique d'une part, de l'activité respiratoire de l'autre nous ont conduit à celle des glucides solubles et des acides organiques.

A ce stade de notre travail, du fait des résultats déjà acquis et des raisons invoquées plus haut (page 67) , nous n'avons plus utilisé que la Luzerne de Provence.

Les dosages ont été faits sur des plantes âgées d'une trentaine de jours et cultivées dans les conditions habituelles. Les échantillons ont été récoltés en début d'après-midi. Chaque échantillon comprenait l'ensemble des racines, des feuilles (sans les pétioles) ou des parties aériennes de chaque plante analysée et correspondait à douze plantes pour les racines, quatre à neuf pour les parties aériennes et les limbes (deux échantillons par traitement).

I- GLUCIDES SOLUBLES.

Les glucides solubles, réducteurs et hydrolysables, ont été dosés, globalement, dans des échantillons lyophilisés de racines et de limbes foliaires.

Le tableau XXII rassemble les résultats obtenus, exprimés en glucose par rapport à la matière sèche.

TABLEAU XXII

LUZERNE DE PROVENCE-VARIATIONS DU TAUX DES GLUCIDES SOLUBLES REDUCTEURS ET HYDRO-LYSABLES EN FONCTION DE LA CONCENTRATION DU CHLORURE DE SODIUM DANS LE MILIEU.

(exprimé en mg par gramme de matière sèche)

TRAITEMENT	RACINES			FEUILLES (LIMBES)		
	REDUCTEURS	HYDRO-LYSABLES	R/H	REDUCTEURS	HYDRO-LYSABLES	R/H
TEMOIN	14,8	63,7	0,23	21,4	5,1	4,2
3g/1 NaCl	14	91,1	0,15	25,7	9,9	2,6
6 "	9,3	64,2	0,14	27,9	17,3	1,6
9 "	11,8	82,1	0,14	32,2	17,6	1,8
12 "	13,2	71	0,19	35,8	21	1,7

II- ACIDES ORGANIQUES.

Les acides carboxyliques non volatils , ayant de un à six atomes de carbone dans leur molécule, à l'exclusion toutefois des acides cétoniques et de l'acide quinique, ont été dosés, individuellement, d'une part dans des parties aériennes fixées par l'alcool bouillant, d'autre part dans des échantillons lyophilisés de racines et de limbes foliaires.

L'acidité totale titrable a été déterminée dans les parties aériennes fixées par l'alcool.

Les tableaux XXIII et XXIV rassemblent les résultats obtenus, exprimés en équivalents - COOH par rapport à la matière fraîche ou sèche.

TABLEAU XXIII

LUZERNE DE PROVENCE - VARIATIONS DU TAUX DES ACIDES ORGANIQUES ET DE L'ACIDITE TOTALE TITRABLE DANS LES PARTIES AERIENNES EN FONCTION DE LA CONCENTRATION DU CHLORURE DE SODIUM DANS LE MILIEU.

(exprimés en milliéquivalents pour cent grammes de matière fraîche)

	T	NaCl 3g/l	NaCl 6g/l	NaCl 9g/l	NaCl 12g/l
Ac. FUMARIQUE	0,11	0,09	0,07	0,07	0,12
Ac. X ₁	0,27	0,26	0,09	0,18	0,35
Ac. X ₂	0,26	0,33	0,33	0,29	0,47
Ac. SUCCINIQUE	0,53	0,32	0,29	0,22	0,24
Ac. MALONIQUE	5,81	4,62	3,18	3,23	2,72
Ac. OXALIQUE	0,75	0,60	0,67	0,72	0,71
Ac. MALIQUE	5,41	1,82	1	0,79	1,18
Ac. CITRIQUE ET Ac. ISOCITRIQUE	3,10	1,65	1,18	1	1,22
Σ Ac. ORG. DOSES	16,24	9,69	6,81	6,50	7,01
Ac. TOTALE TITREE	23,6	25,9	28,6	31,9	38

TABLEAU XXIV

LUZERNE DE PROVENCE - VARIATIONS DU TAUX DES ACIDES ORGANIQUES EN FONCTION DE LA CONCENTRATION

DU CHLORURE DE SODIUM DANS LE MILIEU.

(exprimé en microéquivalents par gramme de matière sèche)¹.

	RACINES					FEUILLES (LIMBES)				
	T	NaCl 3g/l	NaCl 6g/l	NaCl 9g/l	NaCl 12g/l	T	NaCl 3g/l	NaCl 6g/l	NaCl 9g/l	NaCl 12g/l
Ac. FUMARIQUE	6	5	3	4	3	15	19	11	14	11
Ac. X ₁	27	23	25	25	23	21	24	28	27	22
Ac. X ₂	10	12	17	10	13	16	15	11	14	18
Ac. SUCCINI- QUE	27	16	13	14	15	14	14	8	7	11
Ac. MALONIQUE	11	13	12	11	16	547	308	137	113	81
Ac. OXALIQUE	11	12	11	13	12	81	54	65	71	57
Ac. X ₃	16	15	12	9	10	32	21	19	14	19
Ac. MALIQUE	55	16	17	13	20	218	85	58	46	42
Ac. CITRIQUE	77	21	33	33	28	72	61	58	26	30
Ac. ISOCITRI- QUE						90	49	45	27	22
Σ Ac. ORG. DOSES	240	133	143	132	140	1106	650	440	380	313

III- CONCLUSIONS.

Ces résultats montrent que :

1) Le taux des glucides réducteurs diminue, dans les racines, quand la concentration du chlorure de sodium augmente, Sa valeur la plus faible correspond au traitement 6 g./l (-37% par rapport au témoin) ; elle augmente aux plus fortes concentrations, sans atteindre le niveau témoin. Le taux des glucides hydrolysables varie en dents de scie (variation de l'ordre de 25%). La valeur du rapport Réducteurs/Hydrolysables est plus faible et sensiblement de même niveau pour les traitements 3,6 et 9 g/l.

Dans les feuilles, le taux des glucides réducteurs, comme celui des glucides hydrolysables, augmentent régulièrement en fonction de la concentration du chlorure de sodium (par rapport au témoin et à 12 g/l : Réd. : + 320% ; Hyd. : + 67%). Le rapport Réducteurs/Hydrolysables diminue considérablement en milieu salé; sa valeur la plus faible est atteinte à 6 g/l ; et se maintient sensiblement constante à ce niveau aux concentrations plus élevées.

2) Les dosages faits sur les parties aériennes indiquent que l'acidité totale croît en fonction de la concentration du chlorure de sodium, alors que la somme des acides organiques dosés décroît (Fig.21).

Ce dernier résultat est confirmé par les dosages faits sur les racines et les limbes (dans les racines, on constate que la diminution par rapport au témoin est la même quelle que soit la concentration du chlorure de sodium) .

Cette diminution est le fait de celle des acides du cycle de KREBS que nous avons identifiés (fumarique, succinique, malique , citrique et isocitrique), et, dans les feuilles, de celle plus progressive de l'acide malonique, toujours très abondant chez la Luzerne (ALLEN et al., 1957 ; FAUCONNEAU, 1958).

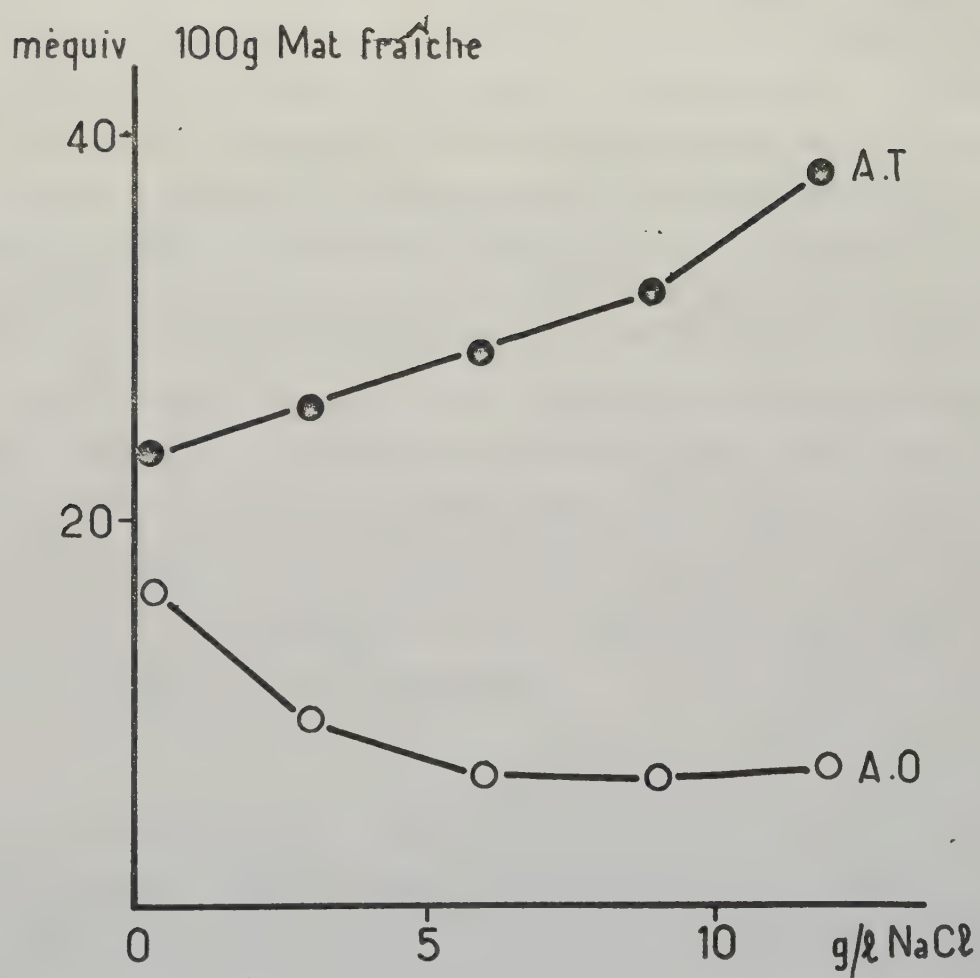


Fig. 21.- Acidité totale et somme des acides organiques dosés en fonction de la concentration du chlorure de sodium du milieu (L. de Provence ; parties aériennes).

CHAPITRE VI

ACTIVITE DE LA GLUCOSE - 6 - PHOSPHATE - DESHYDROGENASE ET DE LA MALATE
DESHYDROGENASE.

L'activité de la glucose - 6 - phosphate déshydrogénase (G6PDH) et de la malate déshydrogénase (MDH), a été mesurée dans les extraits obtenus à partir de racines (ensemble des racines) et de feuilles (troisième feuille de la pousse sommitale) de Luzerne du cultivar Provence. Deux séries de plantes ont été étudiées : la première groupant des plantes âgées d'une trentaine de jours et cultivées dans les conditions habituelles (page 71), la seconde des plantes âgées de neuf à dix semaines et ayant vécu de sept à huit semaines en milieu salé, c'est-à-dire nettement plus longtemps que lors des expériences précédentes.

La figure 22 traduit l'ensemble des résultats obtenus, exprimés en unités d'activité d'enzyme* pour un milligramme de matière sèche. Chaque point des graphiques correspond à la moyenne de deux dosages faits à partir du produit d'une même extraction. Pour la première série, tous les résultats ont été obtenus le même jour sur une même récolte. Pour la seconde série, plusieurs récoltes ont été faites successivement au cours d'une période de dix jours (aux résultats de chaque récolte correspond un signe graphique particulier).

* L'unité d'enzyme est définie comme l'activité enzymatique provoquant une variation de densité optique de 0,01 par minute à la température (24°) et au pH (7,8) de l'expérience (OCHOA,1955). On peut calculer , plus concrètement, la variation de concentration du substrat dans le milieu réactionnel d'après l'équation (l'épaisseur de la cuve étant égale à 1) :

$$c = \frac{DO_{340} \times PM}{6,22 \times 10^6} \text{ g substrat/ ml}$$

où DO_{340} = variation de densité optique à 340 nm ; PM = poids moléculaire du substrat ; $6,22 \times 10^6$ = coefficient d'extinction molaire du NAD (P) H à 340 nm (SANWAL, 1963).

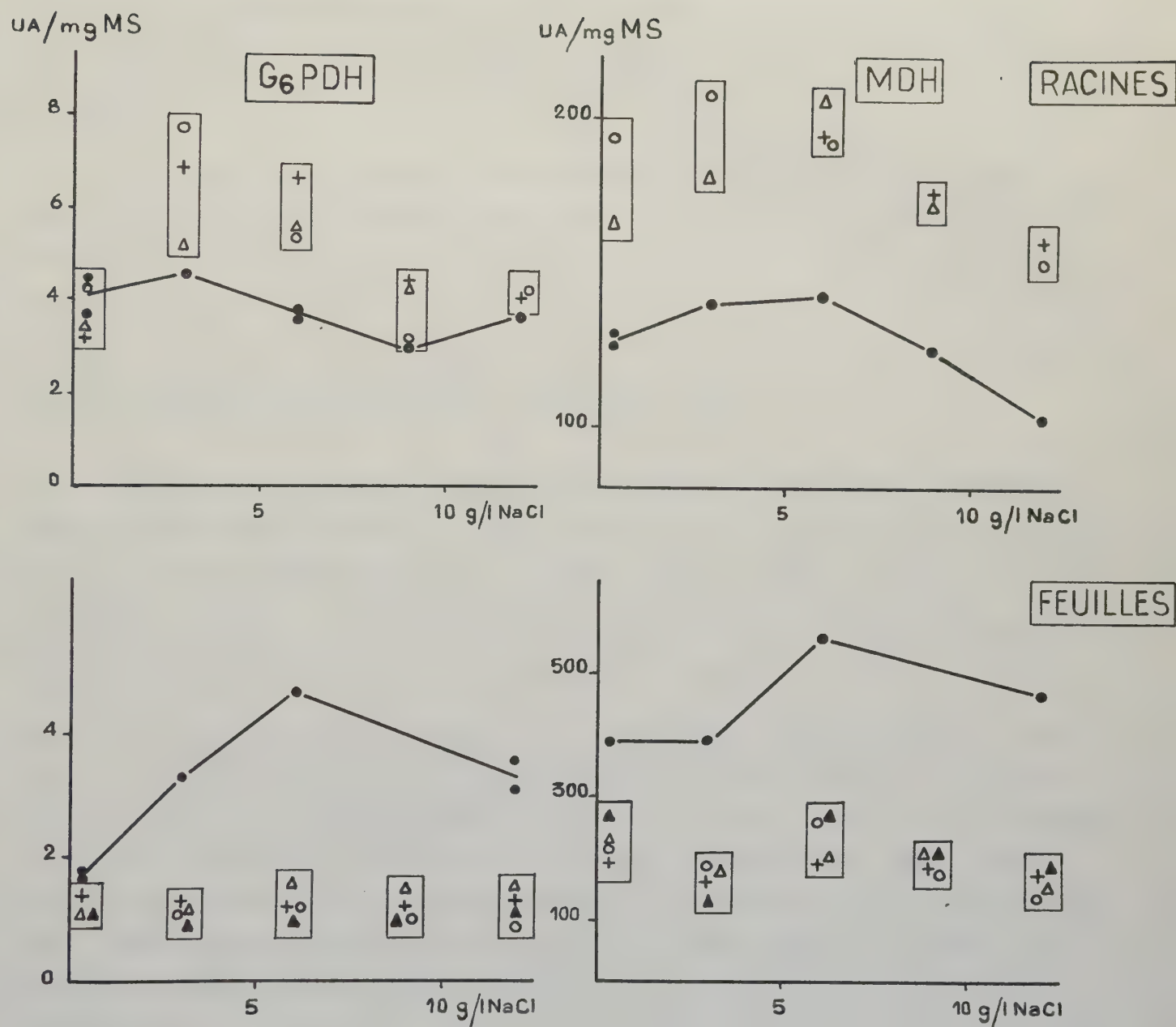


Fig. 22.- Activités de la glucose-6-Phosphate déshydrogénase et de la malate déshydrogénase en fonction de la concentration du chlorure de sodium du milieu (L. de Provence ; racines et troisième feuille de la pousse sommitale).

Ces résultats montrent que :

1) Dans les racines, l'activité de la G6PDH est la même dans les deux séries chez les témoins. En milieu salé, dans la première série, les variations sont difficiles à interpréter, l'activité la plus forte, correspondant au traitement 3 g/l NaCl, n'est guère différente de celle du témoin ; dans la seconde série, l'activité est toujours plus forte que dans la première et les valeurs correspondant aux traitements 3 et 6 g/l NaCl sont nettement supérieures aux valeurs témoins (+ 70% en moyenne).

Les courbes qui traduisent les variations de l'activité de la MDH dans les deux séries sont presque exactement parallèles ; les valeurs de la seconde série sont supérieures à celles de la première (+ 30% environ), qu'il s'agisse des témoins ou des plantes cultivées en présence de chlorure de sodium. Les activités correspondant aux traitements 3 et 6 g/l NaCl sont supérieures de dix pour cent environ aux valeurs témoins ; pour les concentrations plus fortes du sel, on trouve des activités qui tendent à être inférieures aux valeurs témoins.

2) Dans les feuilles, l'activité de la G6PDH est pratiquement la même dans les deux séries chez les témoins . En milieu salé, dans la première série, on observe d'abord une augmentation d'activité par rapport au témoin jusqu'à 6 g/l NaCl (+ 160%), ensuite l'activité diminue, mais reste supérieure à la valeur témoin ; dans la seconde série, l'activité est pratiquement la même que chez les témoins, quelle que soit la concentration du chlorure de sodium.

L'activité témoin de la MDH est plus faible dans la seconde série (-40% environ). En milieu salé, dans la première série, on observe d'abord une augmentation d'activité par rapport au témoin jusqu'à 6 g/ 1 NaCl (+ 45% environ), ensuite l'activité diminue, mais semble rester légèrement supérieure à la valeur témoin ; dans la seconde série, le sens des variations est le même que dans la première, mais leur amplitude est considérablement diminuée. Il semble y avoir un minimum d'activité correspondant au traitement 3 g/l NaCl.

DISCUSSION GENERALE DES RESULTATS .

I- TOLERANCE DE LA LUZERNE A L'EGARD DE LA PRESENCE DE SELS DANS L'EAU D'IRRIGATION ET DE CHLORURE DE SODIUM DANS LA SOLUTION NUTRITIVE.

A- RESULTATS OBTENUS AU CHAMP.

Dans le sol utilisé pour notre essai, la proportion du sodium échangeable a augmenté en fonction de la salure des eaux d'irrigation , mais jamais n'a dépassé dix pour cent de la capacité totale d'échange.

Dans ces conditions, les teneurs en chlore et en sodium des parties aériennes de la Luzerne de Gabès à la fin de la période estivale d'irrigation ont atteint respectivement 1,57 et 0,80 grammes pour cent de matière sèche, les taux des autres éléments n'ont été que très peu modifiés et les poids de récolte n'ont pas été significativement différents de celui du témoin, ce qui est en parfait accord avec les résultats de BROWN et HAYWARD (1956).

En revanche, au début de la période d'irrigation, le déficit de saturation hydrique des feuilles, croissant en fonction de la salure, est nettement plus élevé (+40 à +65%) par rapport au témoin, suivant les heures de la journée)chez les plantes irriguées avec l'eau la plus salée. On avait déjà montré que l'économie d'eau de la Luzerne était fonction de la tension d'eau du sol plus que de l'évapotranspiration (TAYLOR et HADDOCK, 1956 ; TAYLOR, 1961).

La forme des courbes traduisant les variations du déficit de saturation hydrique au cours de la journée est bien celle d'une plante à régulation stomatique efficace.

Les résultats obtenus montrent que, dans les conditions de cet essai, ce sont la fréquence et l'abondance des irrigations qui ont permis à la Luzerne de

tolérer, presque sans réduction de croissance, des eaux d'irrigation dont la salure pouvait atteindre 4,2 grammes de résidu sec par litre.

B- RESULTATS OBTENUS EN MILIEU ARTIFICIEL.

Nous avons cultivé la Luzerne de Gabès et la Luzerne de Provence, en aquiculture stricte, en présence de trois à douze grammes par litre de chlorure de sodium. Cette dernière concentration est, dans le cas de nos expériences, une valeur limite : beaucoup de plantes se dessèchent et meurent quand elles ont subi ce traitement pendant une quinzaine de jours.

Nous n'avons observé aucune nette différence entre les deux Luzernes étudiées, ce qui ne doit pas surprendre, en dépit de la réputation de plus grande résistance de la Luzerne de Gabès ; il s'agit de deux variétés-populations, donc d'ensembles assez hétérogènes, appartenant de surcroît à un même type de Luzerne. Il est déjà très difficile de mettre en évidence des différences significatives entre les types extrêmes (BLONDON, CHESNEAUX et GUY, 1967).

La réduction du poids de récolte en milieu salé, déjà sensible à une concentration de trois grammes litre de chlorure de sodium, est toujours plus marquée pour les parties aériennes que pour les racines. Elle est du même ordre de grandeur que celle observée par d'autres auteurs sur la même plante (GAUCH et MAGISTAD, 1943; BERNSTEIN et OGATA, 1966).

Une concentration de six grammes de chlorure de sodium par litre est supportée sans dommages apparents, pendant plusieurs semaines, tout au moins jusqu'à la floraison. Les taux du sodium et du chlore dépassent dans ces plantes 100 méquiv/g.

La Luzerne, cultivée sur un milieu non salé, a une pression osmotique interne assez élevée, de l'ordre de treize atmosphères, comme l'avait déjà vu EATON (1942). Elle est capable d'augmenter nettement sa pression osmotique en milieu salé et d'en supporter des valeurs supérieures à vingt atmosphères (les valeurs létales

se situent entre vingt cinq et trente atmosphères). Les calculs possibles à partir des valeurs des taux du sodium et du chlore dans les extraits montrent que cet ajustement osmotique est presque entièrement imputable à l'augmentation de la concentration interne de ces éléments comme c'est le cas chez d'autres Légumineuses qui tolèrent bien le chlorure de sodium (HAMZA, 1969).

Ces résultats confirment et précisent des données déjà connues. Ils nous ont fourni une base de travail pour l'étude plus approfondie de certains aspects de la nutrition minérale et du métabolisme respiratoire de la Luzerne en milieu salé.

II- ABSORPTION, MIGRATION ET ACCUMULATION DU SODIUM ET DU CHLORE.

A- ACCUMULATION DE LONGUE DUREE.

Le chlore est généralement accumulé en quantités (exprimées en milliéquivalents) un peu plus importantes que le sodium. Le rapport Cl^-/Na^+ peut atteindre des valeurs de 1,7 dans les racines, de 1,5 dans les parties aériennes. Il est cependant le plus souvent voisin de 1.

Contrairement à ce qui se passe pour les concentrations plus faibles (3 g/l) ou plus fortes (12 g/l) , le chlore et le sodium tendent à s'accumuler plus dans les racines que dans les parties aériennes aux concentrations moyennes (6 et 9 g/l), en particulier quand le milieu est soumis à une aération forcée. Il peut s'agir d'un phénomène de régulation ou plutôt d'une saturation des mécanismes de transport, quels qu'ils soient (on peut penser qu'à la concentration de 12 g/l ce phénomène ne s'observe plus du fait d'une diminution de l'absorption).

De l'examen du chlore et du sodium dans les différents organes, on peut cependant conclure que la Luzerne transporte facilement vers ses parties aériennes le sodium et le chlore qu'elle absorbe, ce qui a été considéré comme un des facteurs liés à la tolérance au sel (BOWER et WADLEIGH, 1948). Il semble que se sont les espèces les plus sensibles qui tendent à réduire la pénétration du sodium dans les feuilles (WALLACE et HEMAIDAN, 1963, Haricot ; KHOURI, 1966 , Cresson).

Les dosages faits sur les extraits indiquent que la concentration interne en sodium et en chlore est environ 3,5 fois plus élevée dans la plante que dans le milieu quand la concentration dans ce dernier est de trois grammes de chlorure de sodium par litre. Ce rapport diminue progressivement pour les concentrations plus fortes : 3,3 à 6 g/l ; 3 à 9 g/l et 2,5 à 12 g/l.

B- DEROULEMENT DANS LE TEMPS DE L'ABSORPTION ET DE LA MIGRATION.

L'expérience de courte durée, conduite en présence de sodium et de chlore marqués, a été faite à la concentration de neuf grammes de chlorure de sodium par litre.

La forme générale des courbes qui rendent compte de l'absorption dans la racine est sensiblement la même dans le cas du chlore et dans celui du sodium : elles se décomposent, comme il est classique, en deux branches : la première, rapidement ascendante, correspondant à peu près aux deux premières heures de l'expérience ; la seconde, beaucoup plus longue, encore très fortement ascendante.

La comparaison des courbes obtenues en la présence ou en l'absence d'aération forcée du milieu permet une analyse plus fine des phénomènes.

On a montré depuis longtemps que l'action de longue durée, sur la croissance et l'alimentation minérale, de l'aération de la solution nutritive par un courant de bulles d'air était imputable non à un effet mécanique d'agitation, mais au taux de l'oxygène dissous (VLAMIS et DAVIS, 1944; PEPKOWITZ et SHIVE, 1944; HOPKINS, SPECHT et HENDRICKS, 1950). Dans les conditions où nous avons opéré, la teneur en oxygène dissous, de l'ordre de 8 à 10 ppm dans les milieux aérés, varie, en dents de scie, entre deux renouvellements, de 8 à 2 ppm dans les solutions non aérées. (SCHEIDECKER, ANDREOPOULOS-RENAUD et HOLLIER-LAROUSSE, 1968); le milieu que nous appelons "non aéré" est donc très loin de représenter des conditions d'anaérobiose.

L'action de l'aération est sensible et relativement importante dans la première phase de la courbe pour le sodium comme pour le chlore : au bout de quinze minutes, on trouve environ 2,5 fois plus de chacun de ces ions dans les racines des plantes aérées. Cet effet de l'aération au cours d'une phase de l'absorption habituellement considérée comme essentiellement passive peut s'interpréter soit en fonction d'une action mécanique de l'agitation qui perdrait de son

importance par la suite (diffusion plus rapide des ions au voisinage de la surface des racines), soit en fonction d'une intervention indirecte du métabolisme au niveau de phénomènes réputés " passifs ", soit en fonction de différences d'état ou de structure des membranes ou des couches cellulaires externes des racines. Au delà de la quatrième heure, l'action de l'aération tend à diminuer en importance relative, et ceci surtout dans le cas du sodium ; le rapport Aéré/Non aéré est de 1,4 au bout de huit heures et les courbes sont presque parallèles de la seconde à la huitième heure, ce qui indiquerait l'absence d'un effet direct de l'aération sur l'absorption active.

La pente fortement ascendante de la seconde branche des courbes, en particulier pour le chlore en milieu aéré, ne signifierait pas que les phénomènes d'absorption active jouent un rôle important, mais plutôt que le transport vers les parties aériennes, quel que soit le mécanisme, ne peut suivre le rythme de l'absorption à cette concentration, ce qui entraîne une accumulation plus importante dans les racines.

Deux faits étayent cette hypothèse :

1) Sur une période de huit heures, la diminution du taux du transport relatif du chlore en milieu aéré.

2) Sur une longue durée, les taux nettement plus élevés du chlore et du sodium dans les racines des plantes aérées (alors que l'aération ne modifie pas les taux dans les parties aériennes).

Ces résultats conduisent à penser qu'à la concentration choisie (9 g/l), les mécanismes actifs d'absorption et de transport sont saturés et qu'une part prépondérante revient à des phénomènes dits " passifs ", ce qui serait en accord avec les résultats d'autres auteurs (JACOBY, 1964; GREENWAY, 1965; PITMAN, 1965).

III- ABSORPTION, MIGRATION ET ACCUMULATION DU POTASSIUM ET DU CALCIUM. EFFET DE LA PRESENCE DU CHLORURE DE SODIUM.

Les plantes que nous avons cultivées sur les milieux salés avaient toujours des teneurs en potassium et en calcium plus faibles que celles des plantes témoins. Il s'agit de phénomènes d'antagonisme sodium-potassium et sodium-calcium, toujours

observés dans les limites des concentrations étudiées.

On remarque d'une part que l'influence relative du sodium sur les taux du potassium et du calcium est plus importante pour la concentration la plus faible de cet élément (3g/l) , ce qui est un phénomène déjà connu (VALLEE, 1963), d'autre part que jamais n'ont été atteints dans nos expériences des niveaux de carence (COOPER, BLASER et BROWN, 1967). L'importance de la diminution des taux du potassium, et surtout du calcium, en présence de sodium, a été considéré comme un des facteurs liés à la tolérance aux sels (BOWER et WADLEIGH, 1948).

Les expériences de courte durée ont permis de préciser l'expression de ces deux antagonismes.

A- ACTION DE DIFFERENTES CONCENTRATIONS DU CHLORURE DE SODIUM.

Les plantes ont absorbé du potassium et du calcium marqués pendant huit heures en présence de trois, six et neuf grammes de chlorure de sodium par litre.

On retrouve, nettement marqué surtout dans les racines, le phénomène mis en évidence par les expériences de longue durée. Dans les racines, si on pose comme égale à cent la réduction de l'absorption à 9 g/l, 81% de cette réduction est déjà obtenue à 3 g/l pour le potassium et 58% pour le calcium.

Il ne s'agit donc pas d'un effet indirect, fonction du taux de croissance (GREENWAY et THOMAS, 1965).

Nous avons vu que, d'après GREENWAY (1965), la part de l'absorption du chlore sensible à la température et aux inhibiteurs atteint un maximum pour une concentration de 10 méquiv/l dans le milieu et n'augmente plus guère quand la concentration croît au delà de cette valeur. JACOBY (1964) et PITMAN (1965) ont montré par ailleurs que l'absorption et le transport du sodium dépendent surtout de mécanismes passifs quand la concentration dans le milieu est de l'ordre de 60 méquiv/l (soit 3,5 g de chlorure de sodium).

Il est donc permis de penser qu'à la plus faible des concentrations que nous avons étudiée, les mécanismes d'absorption et de transport actifs du sodium et du chlore étaient déjà en grande partie saturés. Ceci implique que les antagonismes jouant

au niveau des phénomènes actifs soient presque totalement exprimés à cette concentration et explique, dans le cas de nos expériences, la forme des courbes obtenues pour le potassium et le calcium (Fig.14). Les mécanismes passifs étant beaucoup moins sélectifs, on ne peut retrouver à leur niveau des antagonismes aussi marqués.

B- DEROULEMENT DANS LE TEMPS DE L'ABSORPTION ET DE LA MIGRATION. EN LA PRESENCE ET EN L'ABSENCE DE CHLORURE DE SODIUM. EFFET DE L'AERATION.

Le déroulement de l'absorption et de la migration a été suivi, de la quinzième minute à la huitième heure, en milieu témoin et en milieu salé (9 g/l NaCl) d'une part en la présence, d'autre part en l'absence d'aération forcée du milieu.

1) Résultats obtenus en milieu témoin.

Les résultats que nous avons obtenus pour les plantes témoins confirment ce qu'on connaît déjà de l'absorption et du transport du potassium et du calcium.

a) Potassium.

En l'absence d'aération forcée du milieu, la courbe obtenue pour les racines se décompose classiquement en deux branches, la seconde étant nettement ascendante.

L'aération forcée du milieu augmente nettement l'absorption. La différence entre les racines aérées et non aérées ne cesse de croître avec le temps (Aérées/Non aérées = 1,6 au bout de 15 minutes ; 2,7 au bout de huit heures).

L'ensemble de la courbe a une pente presque constante et se rapproche d'une droite.

Le transport vers les parties aériennes est rapide : le potassium y est décelable au bout de quinze minutes. Les quantités transportées augmentent en fonction de l'aération et le rapport Aérées/Non aérées croît avec le temps, mais le taux de transport relatif est plus faible chez les plantes aérées.

La forme des courbes et l'effet de l'aération montrent que les mécanismes actifs jouent un rôle important dans l'absorption du potassium. L'accumulation plus importante dans les racines et la diminution du taux relatif de transport chez les plantes aérées indiquent une saturation des mécanismes de transport, ce qui confirme les valeurs des taux du potassium après une expérience de longue durée.

b) Calcium.

En milieu aéré comme en milieu non aéré, la courbe rendant compte des quantités de calcium absorbées et demeurées dans les racines, se décompose très nettement en deux branches bien distinctes. La première, très fortement ascendante correspond, en milieu non aéré, à la première heure de l'expérience, en milieu aéré, aux deux premières heures. La seconde est faiblement ascendante.

L'influence de l'aération est relativement peu marquée et constante dans le temps (Aérées/Non aérées = 1,3 à 1,5). Autrement dit, l'effet maximum est déjà atteint au cours de la première phase de l'expérience et, dans la seconde phase, les deux courbes sont sensiblement parallèles.

On remarque que, pendant la première phase, l'absorption dans les racines est rapide : au bout de quinze minutes on y trouve plus de calcium que de potassium.

Le transport vers les parties aériennes est lent : le calcium n'y est décelable en quantité dosable qu'après trente minutes dans les plantes aérées, après une heure dans les autres. L'influence de l'aération sur la migration est très marquée; le taux relatif de transport est trois fois plus élevé en milieu aéré qu'en milieu non aéré, au bout de huit heures.

La forme des courbes, suivant l'interprétation devenue classique, comme le peu d'effet de l'aération et sa valeur constante, confirment ce qu'on admet d'une manière générale : l'absorption radicale du calcium est assurée, surtout, sinon exclusivement, par des mécanismes passifs. On peut expliquer l'action de l'aération sur la première phase, essentiellement passive, de l'absorption comme nous l'avons fait dans le cas du sodium et du chlore. Le fait qu'au bout d'un quart d'heure on trouve plus de calcium que de potassium dans les racines traduit d'une part une migration plus rapide du potassium, d'autre part, comme le montrent des travaux récents (LÜTTGE et WEIGL, 1962; MALAZIAN, 1965; STEVENINCK, 1965; GIELINK et al., 1966; LEGETT et GILBERT, 1967; S.BIDDULPH, 1967) une absorption passive superficielle très rapide du calcium.

L'influence de l'aération sur le taux relatif de transport du calcium confirme également les données d'autres auteurs : contrairement à ce qu'on observe dans le cas de l'absorption radicale, la migration du calcium vers les parties aériennes est liée, très probablement de manière indirecte, à des phénomènes d'ordre métabolique (BARBER et KOONTZ, 1963; EVANS, 1964 p. EVANS et VAUGHAN, 1966; MOORE, MASON, MAAS, 1965).

2) Effet de la présence du chlorure de sodium.

La concentration du sodium dans le milieu, 154 méquiv/l, est environ vingt-sept fois plus élevée que la concentration en potassium (5,8 méquiv/l) et dix neuf fois plus élevée que la concentration en calcium (8,1 méquiv/l).

a) Potassium.

Dans le milieu salé, l'absorption et la migration du potassium sont considérablement réduits. L'aération augmente légèrement (1,5 fois environ) le taux du transport relatif, mais elle n'a aucune action sur l'absorption radicale : les courbes obtenues en milieu non aéré et en milieu aéré coïncident exactement et leur forme est modifiée par rapport aux courbes obtenues pour les témoins : la seconde branche, en place d'être continuellement ascendante, tend vers un palier.

On peut en conclure que, quel que soit le taux d'aération du milieu, la présence du sodium a supprimé presque toute la part active de l'absorption du potassium, ce qui peut s'interpréter en fonction de l'hypothèse d'une compétition au niveau des sites vecteurs (RAINS et EPSTEIN, 1967).

b) Calcium.

En milieu aéré, la présence du sodium n'exerce qu'une faible action antagoniste sur l'absorption et le transport du calcium (au bout de huit heures, la réduction

est de 7% par rapport au témoin dans les racines et de 22% dans les parties aériennes). En ce qui concerne les racines, la forme de la courbe n'est pas modifiée; la seconde branche est exactement parallèle à celle de la courbe témoin.

En milieu non aéré en revanche, l'absorption radicale est sensiblement réduite par rapport au témoin (- 44% au bout de huit heures) ; la seconde branche de la courbe est presque parallèle à l'axe des abscisses. Le transport vers les parties aériennes est ralenti au point d'être à peine appréciable au bout de huit heures . Autrement dit, en l'absence d'aération, les phénomènes actifs intervenant éventuellement dans l'absorption , mais essentiellement dans la migration du calcium sont presque supprimés.

L'antagonisme sodium-calcium apparaît donc très différent de l'antagonisme sodium-potassium, comme on pouvait s'y attendre. Peut-être pourrait-on penser ici à une concurrence au niveau de l'énergie métabolique disponible.

IV- ACTIVITE ET METABOLISME RESPIRATOIRES.

Dans les conditions de nos expériences, la présence du chlorure de sodium exerce un effet de stimulation sur l'activité respiratoire jusqu'à une concentration de 6 g/l. Cette stimulation s'observe sur des organes excisés (racines, pousse sommitale, feuille) comme sur de jeunes plantes entières. Dans certaines expériences, l'augmentation de l'intensité respiratoire par rapport au témoin atteint quarante pour cent. Les conditions dans lesquelles nous avons travaillé n'étant pas parfaitement standardisées, son importance varie d'une expérience à l'autre; parfois peu marquée (de l'ordre de 10%), elle est cependant toujours présente. Ceci est en contradiction avec les observations de PORATH et POLJAKOFF-MAYBER (1964 et 1968), faites sur la racine de Pois, contradiction qui, nous l'avons vu, n'est peut-être qu'apparente et imputable aux conditions de mesure.

Nos résultats, en revanche, sont en parfait accord avec ceux de plusieurs auteurs, notamment ceux, tout récents, de LIVNE et LEVIN (1967), obtenus également

sur le Pois (racines et parties aériennes) et montrent que :

1) L'augmentation de l'intensité respiratoire correspond à une absorption accrue d'oxygène et à un dégagement accru de gaz carbonique, le second phénomène pouvant être plus important que le premier (Tableau XXI).

2) Cette stimulation ne correspond pas à un effet immédiat de la concentration ionique ou de la pression osmotique du milieu dans lequel baignent les organes au cours de la mesure (Tableaux XVIII et XIX). Elle est liée aux modifications du milieu interne provoquées par l'action de longue durée du chlorure de sodium . Ce qui non seulement confirme, mais appuie les résultats de LIVNE et LEVIN, obtenus sur mitochondries isolées (et laissant place à quelque incertitude du fait de la richesse en potassium des milieux de mesure, susceptible de masquer un effet instantané du chlorure de sodium).

Quand, dans nos milieux de culture, la concentration du chlorure de sodium dépasse 6 g/l, l'activité respiratoire diminue. L'importance de cette diminution varie avec les expériences. A 12 g/l , l'intensité respiratoire (exprimée par rapport à la matière sèche) est presque toujours inférieure à celle du témoin (la différence peut atteindre -20 à -30%).

On devait se demander si et comment des perturbations du fonctionnement normal des voies respiratoires correspondaient à ces variations quantitatives d'activité.

Des indications fournies par les dosages de substrats respiratoires (glucides et acides organiques) et des mesures d'activité de la glucose - 6 - phosphate déshydrogénase (G6PDH) et de la malate déshydrogénase (MDH), il faut retenir que:

1) Dans les racines (taux du sodium : 5 à 200 méquiv/100 g matière sèche à 9 g/l NaCl et 150 à 12 g/l) :

a) Le taux des glucides réducteurs, inférieur en valeur absolue à celui des feuilles, tend à être plus faible chez les plantes de milieu salé. On observe à 6 g/l NaCl un minimum, coïncidant avec le maximum d'activité respiratoire.

Les variations des glucides hydrolysables sont difficiles à interpréter.

b) Les taux des acides organiques, surtout malique, citrique et isocitrique, beaucoup plus faibles en valeur absolue que dans les feuilles (sauf celui de l'acide succinique), diminuent considérablement (-70% environ) quand on passe du témoin au traitement 3 g/l NaCl. Entre 3 et 12 g/l , ils se maintiennent pratiquement en palier.

c) L'activité de la G6PDH, rapportée au poids de matière sèche, deux fois plus forte environ que dans les feuilles, est supérieure à celle du témoin chez les plantes de milieu salé, jusqu'à 6 g/l , et tout au moins après un temps assez long de traitement (deux mois).

d) L'activité de la MDH, exprimée de la même manière, trois fois plus faible environ que dans les feuilles, est très légèrement supérieure à celle du témoin à 3 et 6 g/l NaCl (+ 10% environ), mais dans l'ensemble varie peu.

Il n'est pas impossible d'admettre que l'augmentation de la respiration à 3 et 6 g/l NaCl correspond en partie à une plus grande activité du cycle des pentoses (activités de la G6PDH chez les plantes de deux mois; taux minimum des glucides réducteurs à 6 g/l NaCl) , en partie à une dégradation plus rapide des acides dans le cycle de KREBS (activités de la MDH ; taux des acides; valeur du quotient respiratoire à 6 g/l NaCl) . L'augmentation plus ou moins marquée de l'activité de la MDH coïncidant avec une chute du taux d'acide malique, nous avons admis que les variations de l'activité de cette déshydrogénase pouvaient avoir une valeur indicative du fonctionnement du cycle de KREBS.

La diminution très importante du taux des acides organiques suggère un blocage partiel de leur synthèse dès que le taux interne du chlorure de sodium atteint un certain niveau, quel que puisse être par ailleurs l'accroissement de leur utilisation pour des besoins autres que respiratoires (synthèses azotées) (STROGOV, 1964 ; WEBB et BURLEY , 1965).

En ce qui concerne l'importance relative du cycle des pentoses, cette interprétation est en accord avec les travaux de PORATH et POLJAKOFF-MAYBER , sur racines de Pois (1964 et 1968).

2) Dans les feuilles (taux du sodium : 3 à 150-180 méquiv/100 g matière sèche) :

a) Le taux des glucides solubles, réducteurs et hydrolysables, de l'ensemble des limbes foliaires augmente avec la concentration du chlorure de sodium jusqu'au

traitement extrême , 12 g/l NaCl (+ 70% environ).

b) Le taux de l'ensemble des acides organiques dosés, dans le même matériel, en particulier celui des acides malique, isocitrique et malonique, diminue (-70% env.). La diminution de l'acide citrique semble relativement plus faible jusqu'à 6 g/l NaCl, plus importante au delà.

Si on reporte sur un même graphique (Fig.23) les taux des glucides et des acides organiques, exprimés pour cent du témoin en fonction de la concentration interne du sodium (dosages de la série 4, Tableau XIV, plantes comparables) , on obtient des courbes régulières, presque exactement inverses. Sauf pour la somme des glucides solubles, les ruptures de pente sont discrètes et indiquent qu'à partir de 3 g/l NaCl pour les glucides réducteurs, et jusqu'à 9 g/l pour la somme des acides dosés et l'acide malique, l'augmentation et la diminution sont sensiblement proportionnelles à la concentration interne du sodium.

c) Dans la troisième feuille de la pousse sommitale (utilisée pour les mesures d'intensité respiratoire) et chez les plantes récoltées au stade habituel (30-40 jours) , l'activité de la G6PDH augmente en fonction de la concentration du chlorure de sodium pour atteindre à 6 g/l un maximum, coïncidant avec celui de l'activité respiratoire (+ 160% par rapport au témoin).

Celui ne s'observe que chez des plantes âgées d'un peu plus de deux mois.

d) Dans les mêmes échantillons, on observe un maximum d'activité de la MDH à 6 g/l NaCl. L'allure de la courbe tracée en fonction de la concentration du chlorure de sodium est la même chez les plantes d'un et de deux mois, mais les variations sont très amorties dans le second cas.

La diminution d'activité de la MDH à 3 g/l NaCl n'est probablement pas sans signification, mais nos résultats actuels ne permettent pas de l'interpréter .

Il en va de même des différences observées entre les deux séries de plantes : l'activité des deux déshydrogénases, dans les racines, croît avec le temps (sauf chez le témoin , dans le cas de la G6PDH) et reste sensible de la même manière au

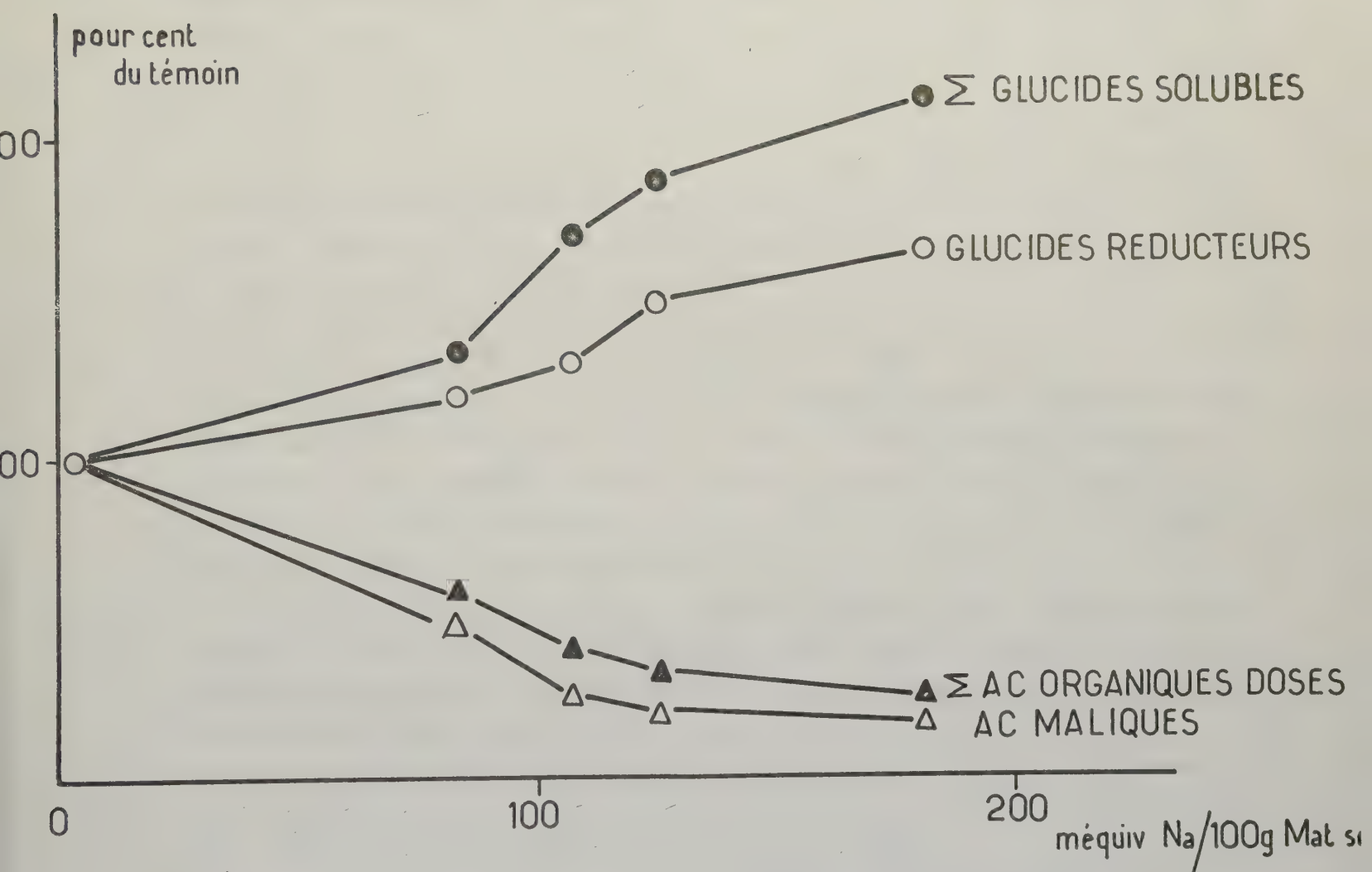


Fig. 23.- Taux des glucides solubles et des acides organiques des feuilles en fonction du taux du sodium (exprimés en pour cent de la valeur témoin).

chlorure de sodium ; dans les feuilles, diminue avec le temps (sauf chez le témoin, dans le cas de la G6PDH) et tend à ne plus réagir au chlorure de sodium. Ces différences de comportement devront être vérifiées et étudiées de manière plus approfondie, en rapport avec les valeurs des taux internes du sodium et du chlore. Elles ne sont peut-être pas étrangères au fait que la croissance des racines est toujours moins sévèrement affectée en présence du sel que celle des parties aériennes.

Les variations de l'activité de ces deux déshydrogénases ont été mesurées dans des milieux réactionnels identiques, dépourvus de chlorure de sodium (autre que celui apporté par l'extrait végétal) , Les quantités de ce sel présentes dans les volumes d'extrait utilisés et rapportées au volume du milieu de mesure (3 ml) étaient infimes et sans commune mesure avec les concentrations du chlorure de sodium correspondant in vitro à un optimum d'activité de la MDH (0,02 à 0,04 M), l'activité de cette enzyme dépendant beaucoup de la concentration des cations monovalents (HIATT et EVANS, 1960; WEIMBERG, 1967) . Les variations d'activité observées ne peuvent être donc ramenées à un effet ionique s'exerçant dans le milieu de mesure, pas plus qu'à un effet instantané de ce type s'exerçant dans la cellule, puisque des différences persistent dans des milieux réactionnels identiques.

Les effets ioniques directs, effets de compétition dont les mécanismes ne sont pas exactement connus, ne suffisent sans doute pas à expliquer les variations d'activité observées chez les plantes de milieu salé. On peut penser à des modifications soit au niveau de la synthèse de novo des protéines enzymatiques, soit à celui de leur activation, soit des deux. À notre connaissance, aucune étude d'enzymes isolées, extraites de plantes cultivées sur milieu salé, n'a encore été publiée, bien que ce soit l'orientation actuelle du travail de WEIMBERG.

Quoiqu'il en soit l'ensemble des résultats concernant les feuillés indiquerait un blocage partiel de la synthèse des acides organiques à partir de la glycolyse (taux des glucides et des acides organiques). Une participation plus active du cycle des pentoses et une dégradation accélérée des acides dans le cycle de KREBS pourraient expliquer les valeurs de l'intensité respiratoire (activités de la G6PDH et de la MDH ; taux des acides organiques).

Ces premiers résultats ne sont que des sondages. Ils exigent bien évidemment d'être précisés et complétés par d'autres données, permettant d'apprécier l'activité glycolytique, l'importance des phosphorylations et celle des synthèses azotées branchées sur le cycle des acides tricarboxyliques. Quel que soit leur caractère frag-

mentaire, ils esquissent déjà une image assez cohérente, dont les divers éléments n'avaient encore jamais été rassemblés au cours d'un même travail et pour une même plante.

R E S U M E E T C O N C L U S I O N S

Le but de ce travail était d'étudier le comportement de la Luzerne Medicago sativa L., en milieu salé.

Une première partie, d'orientation agronomique, a été consacrée à un essai au champ conduit par le CRUESI (UNESCO-TUNIS) et réalisée grâce au concours des Laboratoires de Chimie du Sol, de Physique du sol et d'Agronomie de cet organisme.

Dans une seconde partie, d'esprit plus proprement physiologique, l'étude a porté, d'une part sur l'absorption, le transport et l'accumulation du sodium, du chlore, du potassium et du calcium, d'autre part sur l'activité respiratoire et certains aspects du métabolisme liés à la respiration, en présence de chlorure de sodium et en aquiculture au sens strict. Ces recherches ont été menées, sous la direction de Mademoiselle SCHEIDECKER, d'abord au Laboratoire de Physiologie végétale de la Sorbonne, puis au Laboratoire de Nutrition minérale du Phytotron.

Au champ (à Cherfech, Tunisie) ont été étudiés la croissance, la composition minérale et le déficit de saturation hydrique d'une Luzerne de Gabès, irriguée avec des eaux plus ou moins chargées en sels (Résidu sec : 0,15 à 4,20 g/l). L'analyse du sol a montré que la proportion du sodium échangeable augmentait en fonction de la salure des eaux d'irrigation, mais n'avait jamais dépassé au cours de la période considérée dix pour cent de la capacité totale d'échange (saturée dans ce sol). Même dans le cas du traitement le plus salé, les taux des principaux macro-éléments n'ont été que très peu modifiés et le poids de récolte n'a pas été significativement différent de celui du témoin. En revanche, le déficit de saturation hydrique des feuilles augmentait nettement en fonction de la salure , la différence entre le témoin et le traitement le plus salé croissant en raison inverse de la fréquence des irrigations. De l'examen des résultats, on peut conclure que, dans les conditions de cet essai, le facteur limitant de la croissance de la Luzerne était la tension de l'eau dans le sol.

L'excellente tolérance observée, dans les limites des concentrations en sels étudiées, doit être attribuée à l'abondance des irrigations.

Les observations que nous avons faites au champ confirment celles des autres auteurs et, du fait de l'éventail des données rassemblées pour un même essai, les précisent.

Au laboratoire, nous avons cultivé, pendant un ou deux mois, en aquiculture stricte, en présence de trois, six, neuf et douze grammes de chlorure de sodium par litre des Luzernes des cultivars " Gabès " et " Provence " (aucune différence nette n'a pu être observée entre les deux cultivars, ce qui ne doit pas surprendre : il s'agit en effet de deux variétés-populations appartenant à un même type de Luzerne).

La réduction du poids de récolte en milieu salé, déjà sensible pour une concentration de trois grammes par litre de chlorure de sodium, est toujours plus marquée pour les parties aériennes que pour les racines. Une concentration de six grammes par litre de chlorure de sodium est supportée, sans dommages apparents, pendant plusieurs semaines, tout au moins jusqu'à la floraison. Douze grammes par litre représentent une concentration limite : beaucoup de plantes se dessèchent et meurent quand elles ont subi ce traitement pendant une quinzaine de jours.

En présence de chlorure de sodium, la Luzerne augmente considérablement sa pression osmotique et en supporte des valeurs supérieures à vingt atmosphères. Cet ajustement osmotique est presque entièrement imputable à l'augmentation de la concentration interne en sodium et en chlore.

La Luzerne accumule ces deux éléments dans tous ses organes; la valeur du rapport $\text{Cl}^- / \text{Na}^+$ est généralement peu différente de un. La concentration interne en sodium et en chlore, dans l'extrait des parties aériennes est 3,5 à 2,5 fois plus élevée que dans le milieu.

Le déroulement dans le temps de l'absorption et du transport du sodium et du chlore ont été suivi, de la quinzième minute à la huitième heure, dans un milieu contenant neuf grammes par litre de chlorure de sodium, en présence des isotopes radioactifs ^{24}Na et ^{36}Cl . La forme générale des courbes est sensiblement identique pour les deux éléments ; elles se décomposent en deux branches : la première, rapidement ascendante correspond à peu près aux deux premières heures ; la seconde, beaucoup plus longue, encore très fortement ascendante. La compa-

paraison des courbes obtenues en présence ou en l'absence d'aération forcée du milieu a permis une analyse plus fine des phénomènes. Il semble qu'à la concentration choisie les mécanismes actifs d'absorption et de transport soient saturés et qu'une part prépondérante reviennent à des phénomènes dits " passifs".

Les plantes que nous avons cultivées en présence de chlorure de sodium avaient toujours des teneurs en potassium et en calcium plus faibles que celles des plantes témoins. Des expériences de courte durée ont été faites dans le but de préciser l'expression des phénomènes d'antagonisme sodium-potassium et sodium-calcium.

Nous avons étudié d'une part l'action de différentes concentrations du chlorure de sodium sur l'absorption et le transport du potassium et du calcium au cours d'une période de huit heures, d'autre part le déroulement dans le temps de l'absorption et du transport de ces deux éléments, de la quinzième minute à la huitième heure, dans un milieu témoin et dans un milieu contenant ~~neuf~~ grammes par litre de chlorure de sodium, en présence des isotopes radioactifs ^{42}K et ^{45}Ca . Nous avons comparé les courbes obtenues en présence et en absence d'aération forcée du milieu. Les résultats obtenus en milieu témoin corroborent ceux d'autres travaux récents sur l'absorption et le transport du potassium et du calcium, en particulier en ce qui concerne le caractère essentiellement passif de l'absorption radicale du calcium et la participation, probablement indirecte, de phénomènes d'ordre métabolique à sa migration vers les organes aériens.

Les effets de l'aération forcée en milieu salé mettent en évidence la nature très différente des antagonismes sodium-potassium et sodium-calcium :

1) Que le milieu soit ou non aéré , la présence du chlorure de sodium supprime presque toute la part active de l'absorption du potassium, ce qui pourrait s'interpréter en fonction de l'hypothèse d'une compétition au niveau des sites vecteurs.

2) En milieu aéré, la présence du chlorure de sodium n'exerce qu'une faible action antagoniste sur l'absorption et le transport du calcium. En l'absence d'aération, en revanche, l'absorption radicale est sensiblement réduite et le transport vers les parties aériennes à peine appréciable au bout de huit heures, ce qui pourrait s'interpréter comme une concurrence au niveau de l'énergie disponible.

Jusqu'à une concentration de six grammes par litre, la présence du chlorure de sodium a stimulé la respiration. Cette stimulation s'observe sur des organes excisés (racines, pousse sommitale, feuilles) comme sur de jeunes plantes entières.

Elle ne peut être ramenée à un effet instantané de la concentration ionique ou de la pression osmotique du milieu, mais est liée aux modifications internes provoquées par l'action de longue durée du sel. L'augmentation de l'intensité respiratoire correspond à une absorption accrue d'oxygène et à un dégagement accru de gaz carbonique, le second phénomène pouvant être plus important que le premier.

Aux concentrations supérieures à six grammes par litre, l'activité respiratoire diminue.

Des dosages de substrats respiratoires (glucides et acides organiques) et des mesures d'activité de la glucose - 6 - phosphate déshydrogénase et de la malate déshydrogénase ont apporté quelques données sur les perturbations du fonctionnement normal des voies respiratoires qui correspondent à ces variations quantitatives d'activité.

Ces résultats forment un ensemble cohérent et tendent à indiquer un blocage partiel de la synthèse des acides organiques à partir de la glycolyse (dans les feuilles en particulier, les taux des acides organiques dosés et ceux des glucides solubles diminuent régulièrement en fonction de la concentration interne du sodium et du chlore). Une participation plus active du cycle des pentoses et une dégradation accélérée des acides dans le cycle de KREBS pourraient expliquer les valeurs de l'intensité respiratoire.

En conclusion l'étude du comportement de la Luzerne en milieu salé, au champ et en aquiculture stricte, nous a permis non seulement de préciser les données existantes sur la tolérance de cette plante au sel et la nature de l'ajustement osmotique qu'il provoque, mais de mettre en évidence d'une part le caractère très différent des antagonismes sodium-potassium et sodium-calcium, d'autre part les variations de l'intensité respiratoire et les indices de quelques perturbations du fonctionnement normal des voies respiratoires provoquées par la présence du chlorure de sodium.

BIBLIOGRAPHIE

- ABDEL-WAHAB (M.F.), HASSAN (H.M.), MEGAHD (Y.M.), SOBHY (C.M.) - Study of the dependence of photosynthetic yields of the water and mineral supply. I. Effect of salinity on Zea mays seedlings. Z.Naturforsch., 20b, 1198-1203, 1965.
- AHI (S.M.), POWERS (W.L.) - Salt tolerance of plants at various temperatures. Plant Physiol., 13, 767-789, 1938.
- AKOPIAN (B.A.) - (Changements dans la teneur en monosaccharides et disaccharides chez Goebelia allopecuroides cultivé sur sols salés). (en Russe). Akad.Nauk.Armiantskâ SSR .Dok., 25, 121-124, 1957.
- AKOPIAN (B.A.) - (Particularités du métabolisme glucidique des plantes vivant sur sels salés) (en Russe). Akad.Nauk.Armianskôï SSR.Izv.Biol.i.Sel'skokhez Nauk., 11, 69-76, 1958.
- ALLEN (R.S.), HOMEYER (P.G.), JACOBSON (N.L.), GOULD (N.R.), WORTHINGTON (R.E.), JOHSON (R.H.) - Effect of irrigation and of time of day on composition of young alfalfa. Jour. anim.Sci., 16, 1055-1056, 1957.
- ARISZ (W.H.) - Significance of the symplasm theory for transport across the root. Protoplasma, 46, 5-62, 1956.
- ARNOLD (A.) - Die Bedeutung der Chlorionen für die Pflanze. Fischer, Jena, 1955.
- ARVIDSON (J.) - Austrocknungs und Dürre-resistenzverhältnisse einiger Repräsentanten ölandischer Pflanzenvereine ~~nebst~~ Bemerkungen über Wasserabsorption durch oberirdische Organe. Oikos, Acta oecol.scand., Suppl. 1, 1, 1951.
- ASSELINÉAU (J.) - Acides. Dans E.LEDERER, Chromatographie en chimie organique et biologique. II. 441, 448, Masson Ed., Paris, 1959.
- BAKER (P.F.) - La pompe à sodium. Endeavour, 25, 166-173, 1966.
- BANGE (G.G.J.) - Interactions in the potassium and sodium absorption by intact maize seedlings. Plant and Soil, 11, 17-29, 1959.

- BANGE (G.G.J.), van VLIET (E.)- Translocation of potassium and sodium in intact maize seedlings. *Plant and Soil*, 15, 312-328, 1961.
- BARBER (J.) - Measurement of the membrane potential and evidence for active transport of ions in Chlorella pyrenoidosa. *Biochim. Biophys. Acta*, 150, 618-625, 1968₁.
- BARBER (J.) - Light induced uptake of potassium and chloride by Chlorella pyrenoidosa. *Nature*, 217, 876, 1968₂.
- BARBER (D.A.), KOONTZ (H.V.) - Uptake of dinitrophenol and its effect on transpiration and calcium accumulation in barley seedlings. *Plant Physiol.*, 38, 60-65, 1963.
- BARBIER (G.), CHABANNES (J.)- Accumulation du sodium dans les racines. *Ann. Agron., Ser. A*, 2, 545-546, 1951.
- BARR (C.E.), BROYER (T.C.)- Effect of light on sodium influx, membrane potential and protoplasmic streaming in Nitella. *Plant Physiol.*, 39, 48-52, 1964.
- BERGMEYER (H.U.), BERNT (E.)- Malic dehydrogenase. Dans H.U. BERGMEYER, *Methods of Enzymatic Analysis*, 757-760, Ac. Press, New York, 1965.
- BERNSTEIN (L.)- Salt tolerance of plants. Salt affected soils and plants. Dans " Les problèmes de la zone aride", UNESCO, Paris, 139-174, 1962.
- BERNSTEIN (L.)- Salt tolerance of plants. *Agric. Inf. Bul.*, n°283, U.S. Dept. of Agric., 23, p. 1964.
- BERNSTEIN (L.), OGATA (G.)- Effects of salinity in nodulation, nitrogen fixation and growth of soybeans and alfalfa. *Agron. Jour.*, 58, 201-203, 1966.
- BERNSTEIN (L.), PEARSON (G.A.)- Influence of exchangeable sodium on the yield and chemical composition of plants: I-Green beans, garden beets, clover and alfalfa. *Soil Sci.*, 82, 247-258, 1956.
- BHARDWAJ (S.N.), RAO (I.M.)- Physiological studies in salt tolerance in crop plants. IX-Effect of sodium chloride and sodium carbonate on seedling respiration and growth of wheat and gram. *Indian Jour. Plant Physiol.*, 3, 56-71, 1960.
- BIDDULPH (S.F.)- A microautoradiographic study of ^{45}Ca and ^{35}S distribution in the intact bean root. *Planta*, 74, 350-367, 1967.
- BINET (P.)- Communication personnelle, 1962.
- BLONDON (F.), CHESNEAUX (M.T.), GUY (P.)- Action de photopériodes et de thermopériodes sur le comportement de deux types de Luzernes françaises. *C.R. Acad. Sc. Paris*,

- BOIKO (L.A.) ,MATUKHIN (G.R.)-(On the physiology of root systems of cultivated plants under saline conditions, I et II) (en Russe).1959 et 1960, cité par STROGONOV, Physiological basis of salt tolerance of plants, p.164,1964.
- BOVE (J.),BOVE (C.),RAVEUX (R.)- Extraction, séparation et détermination de certains composés hydrosolubles dans les plantules et diverses cultures de Citrus limonum. Rev.gén.Bot.,64,572-592,1957.
- BOWER (C.A.) ,WADLEIGH (G.H.)- Growth and cationic accumulation by four species of plants as influenced by various levels of exchangeable sodium. Soil Sci. Soc.Amer.Proc.,13,218-223,1948.
- BRIENS (M.)- Contribution à l'étude des acides organiques de Suaeda macrocarpa Mög. Bul.Soc.Franç.Phys.Vég.,11,316-322,1965.
- BRIGGS (G.E.)- Rate of uptake of salts by plant cells in relation to an anion pump. Jour.Exp.Bot.,14,191-198,1965.
- BROWN (J.W.), HAYWARD (H.E.)- Salt tolerance of alfalfa varieties.Jour.Agron.,48,18-20, 1956.
- BUCHNER (A.)- Die Wirkung der Chlorionen auf den Kohlenhydratstoffwechsel in Abhängigkeit von der Kaliversorgung der Pflanze.Zeitsch.Pflanzen Ernäh, 54,28-36, 1951.
- CARLIER (G.)- Influence de la section du pétiole et de la fourniture d'eau sur l'intensité respiratoire des feuilles de Pelargonium zonale L. à l'obscurité. Physiol.Vég.,1,257-271,1963.
- CARLIER (G.)- Influence des variations instantanées de la concentration en mannitol du milieu de culture sur l'intensité respiratoire des feuilles de Pelargonium L. en place sur les plantes.Physiol.Vég.,4,125-133,1966.
- CHANG (C.W.) ,DREGNE (H.E.)- Effect of exchangeable sodium on soil properties and on growth and cation content of alfalfa and cotton.Soil Sci.Soc.Amer.Proc., 19,29-35,1955.
- CHARDAKOV (V.S.)- (Régime hydrique du cotonnier et détermination des heures optimales d'irrigation) (en Russe) Acad.Sci.Uzbekistan Inst.Agr.,94,p.1953.

- COLLANDER (R.)- Selective absorption of cations by higher plants. *Plant Physiol.*, 16, 691-720, 1941.
- COOIL (B.J.)- Potassium deficiency and excess in guayule. II-Cation-anion balance in the leaves. *Plant Physiol.*, 23, 403-424, 1948.
- COOIL (B.J.), de la FUENTE (R.K.), de la PENA (R.S.)- Absorption and transport of sodium and potassium in squash. *Plant Physiol.*, 40, 625-632, 1965.
- COOPER (R.B.), BLASER (R.E.), BROWN (R.H.)- Potassium nutrition effects on net photosynthesis and morphology of alfalfa. *Soil.Sci.Soc.Amer.Proc.*, 31, 231-235, 1967.
- COOPER (W.C.), PEYNADO (A.)- The chemical composition of papaya plants grown in saline soils. *Texas Avocado Society Yearbook*, 43-48, 1954.
- DEMARLY (Y.)- Les variétés de Luzerne. *Fourrages*, n°5, 92-105, 1961.
- DIDIER de SAINT-AMAND (J.)- Communication personnelle. 1965.
- DODD (W.A.), PITMAN (M.G.), WEST (K.R.)- Sodium and potassium transport in the marine alga Chaetomorpha darwinii. *Australian Jour. Biol.Sci.*, 19, 341-354, 1966.
- MAC DONALD (I.R.), LATIES (G.G.)- A comparative study of the influence of salt type and concentration on $^{14}\text{CO}_2$ fixation in potato slices at 25°C and 0°C. *Jour. exp.Bot.*, 15, 530-537, 1964.
- DOTZENKO (A.D.), DEAN (J.G.)- Germination of six alfalfa varieties at three levels of osmotic pressure. *Agron.Jour.*, 51, 308-309, 1959.
- EATON (F.M.)- Toxicity and accumulation of chloride and sulfate salts in plants. *Jour.Agric.Res.*, 64, 357-399, 1942.
- ELZAM (O.E.)- Absorption of sodium, potassium and chloride by two species of Agropyron differing in salt tolerance. Thesis (Ph.D.), Un. of California, Davis, 1966.
- ELZAM (O.E.), RAINS (D.W.), EPSTEIN (E.)- Ion transport kinetics in plant tissue: complexity of the chloride absorption isotherm. *Biochim.Biophys.Res.Comm.*, 15, 273-276, 1964.
- EPPLEY (R.W.)- Respiratory responses to cations in a red alga and their relationships to ion transport. *Plant Physiol.*, 35, 637-644, 1960.

- EVANS (E.C.III)- Polar transport of calcium in the primary root of Zea mays. Science, 144, 174-177, 1964.
- EVANS (E.C.III), VAUGHAN (B.E.)- Wounding response in relation to polar transport of radiocalcium in isolated root segments of Zea mays. Plant Physiol., 41, 1145-1151, 1966.
- EVANS (H.J.), SORGER (G.J.)- Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations. Ann. Rev. Plant Physiol., 17, 47-76, 1966.
- FAUCONNEAU (G.)- Les acides organiques des plantes fourragères. Ann. Agro., Série Physiol. Vég., Suppl. L, 1-13, 1958.
- FRANKOVA (T.), KOLEK (J.)- The effect of mannitol on the oxygen consumption in plant tissues. Biol. Plantarum, 9, 81-85, 1967.
- GARNIER-DARDART (J.)- Activité de la glucose-6-phosphate dans les feuilles de Crassulacées. Bul. Soc. Franç. Physiol. Vég., 10, 181-185, 1964.
- GARNIER-DARDART (J.)- Activités enzymatiques des chloroplastes isolés de feuilles de Bryophyllum daigremontianum Berger : oxidation des hexoses, formation et dégradation d'acide malique. Physiol. Vég., 3, 215-227, 1965.
- GAUCH (H.G.), MAGISTAD (O.C.)- Growth of strawberry clover varieties and of alfalfa and Ladino clover as affected by salt. Jour. Amer. Soc. Agron., 35, 871-880, 1943.
- GENKEL (P.A.), BADANOVA (K.A.), ANDREEVA (I.N.)- Significance of respiration in plant cell water content under drought condition. Soviet. Plant Physiol., 14, 418-423, transl. from Fiziol. Rastenii, 14, 494-498.
- GIELINK (A.J.), SAUER (G.), RINGOET (A.)- Histoautoradiographic localization of calcium in oat plant tissues. Stain Technol., 41, 281-286, 1966.
- GILBERT (S.G.), SHEAR (C.B.), GROPP (C.M.)- The effect of the form of nitrogen and the amount of the base supply on the organic acid of tung leaves. Plant Physiol., 26, 750-756, 1951.
- GREENWAY (H.)- Plant responses to salines substrates. IX- Chloride uptake by Hordeum vulgare as affected by inhibitors, transpiration and nutrients in the medium. Austral. Jour. Biol. Sci., 18, 249-268, 1965.
- GREENWAY (H.), GUNN (A.), THOMAS (D.A.)- Plant response to saline substrates. VIII- Regulation of ion concentration in salt sensitive and halophytic species. Austral. Jour. Biol. Sci., 19, 741-756, 1966.

- GREENWAY (H.), THOMAS (D.A.)- Plant response to saline substrates.V.-Chloride regulation in the individual organs of Hordeum vulgare during treatment with sodium chloride.Austral.Journ.Biol.Sci.,18,505-524,1965.
- HAMDI (H.),YOUSSEF (S.),EL MANSEY (M.M.)- The effect of using different concentrations of saline water containing different Na/Ca ratios on the growth and chemical composition of alfalfa. Jour.Soil Sci.U.AR.,6,131-142,1966.
- HAMZA (M.)- Effet d'augmentations fractionnées de la concentration du chlorure de sodium dans le milieu sur la pression osmotique d'une plante tolérante au sel: 1'Hedysarum carnosum (Desfr.).C.R.Ac.Sci.,sous presse,1969.
- HANDLEY (R.),DIOS-VIDAL (R.),OVERSTREET (R.)- Metabolic and non metabolic uptake of Na in roots of Zea mays. Plant Physiol.,35,907-912,1960.
- HANDLEY (R.),OVERSTREET (R.)- Respiration and salt absorption by excised barley roots.Plant Physiol.,30,418-425,1955.
- HANDLEY (R.),OVERSTREET (R.)- Uptake of calcium and chlorine in root of Zea mays. Plant Physiol.,36,766-769,1961.
- HANDLEY (R.), OVERSTREET (R.)- Sodium chloride,calcium chloride and the respiration of maize root sections.Science,135,731-732,1962.
- HANNAPEL (R.J.)- Cation absorption balanced by organic acid formation: its association with monovalent cation selectivity and coupled oxidative metabolism in excised barley roots.Thesis (Ph.D.),Un.Berkeley,405,p., 1966.
- HARRIS (F.S.)- Soil alkali.Its origin,nature and treatment.New York,John Wiley and Sons Ed.,1920.
- HARTMANN (C.)- Contribution à l'étude de la crise climactérique des fruits.Recherches sur quelques aspects du métabolisme respiratoire, Ann.Sci.Nat.Bot.,7, 131-214,1966.
- VAN DER HEIDE (H.),DE BOER-BOLT (B.M.), VAN RAALTE (M.H.)- The effect of a low oxygen content of the medium on the roots of barley seedlings. Acta Bot. Neerl.,12,231-247,1963.

- HIATT (A.J.), EVANS (H.E.)- Influence of salts on activity of malic dehydrogenase from Spinach leaves. Plant Physiol., 35, 662-672, 1960.
- HÜFLER (K.), MIGSCH (H.), ROTTENBURG (W.)-Über die Austrocknungsresistenz landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Forschungsdienst, 12, 50, 1941.
- HODGES (T.K.), VAADIA (Y.)- Uptake and transport of radiochloride and tritiated water by various zones of onion roots of different chloride status. Plant Physiol., 39, 104-108, 1964₁.
- HODGES (T.K.), VAADIA (Y.)- Chloride uptake and transport in roots of different salt status. Plant Physiol., 39, 109-114, 1964₂.
- HODGES (T.K.), VAADIA (Y.)- The kinetics of chloride accumulation and transport in exuding roots. Plant Physiol., 39, 490-494, 1964₃.
- HOPKINS (H.T.), SPECHT (A.W.), HENDRICKS (S.B.)- Growth and nutrient accumulation as controlled by oxygen supply to plant roots. Plant Physiol., 25, 193-209, 1950.
- HUFFACKER (R.C.), WALLACE (A.)- Sodium absorption by different plant species at different potassium levels. Soil Sci., 87, 130-134, 1959₁.
- HUFFACKER (R.C.), WALLACE (A.)- Effect of potassium and sodium levels on sodium distribution in some plant species. Soil Sci., 88, 80-82, 1959₂.
- JACOBSON (L.), ORDIN (L.)- Organic acid metabolism and ion absorption in roots. Plant Physiol., 29, 70-75, 1954.
- JACOBSON (L.), OVERSTREET (R.), KING (H.M.), HANDLEY (R.)- A study of potassium absorption by barley roots. Plant Physiol., 25, 639-647, 1950.
- JACOBY (B.)- Function of bean roots and stems in sodium retention. Plant Physiol., 39, 445-449, 1964.
- JARVIS (P.G.), JARVIS (M.S.)- The water relations of tree seedlings. V-Growth and root respiration in relation to osmotic potential of the root medium, in water stress plants. Proc. Symp. Prague, 1963, Prague Publ. House Cze. Acad. Sci., 167-183, 1965.

- JESCHKE (W.D.)- Die cyclische and die nichtcyclische Photophosphorylierung als Energiequellen der lichtabhängigen chloridionen Aufnahme bei Elodea. *Planta*, 73, 161-174, 1967.
- JUDAH (J.D.), AHMED (K.)- The biochemistry of sodium transport. *Biol. Rev.*, 39, 169-193, 1964.
- KHOURI (Y.)- Réactions physiologiques au chlorure de sodium. Etude comparée sur la Betterave à sucre (halophile) et le Cresson alénois (halophobe). Thèse Doctorat 3ème cycle, Paris, 93 p., 1966.
- KLAHR (S.), BOURGOIGNIE (J.), BRICKER (N.S.)- Coupling of anaerobic metabolism to anaerobic sodium transport: a high energy intermediate. *Nature*, 218, 769-770, 1968.
- LANCE (C.)- Recherche sur la croissance et le métabolisme respiratoire de tissus végétaux normaux et tumoraux cultivés in vitro. Thèse Sci. Nat., Paris, Masson Ed., 157 p., 1963.
- LAPEYRONIE (A.)- Résistance à la sécheresse et plantes fourragères. *Bul. Ec. Nat. Sup. Agric. Tunis*, n°7, 39-78, 1965.
- LAPINA (L.P.)- Effect and aftereffect of high isoosmotic concentration of NaCl and dextran on Horse-Bean plants. *Soviet Plant Physiol.*, 14, 271-277, transl. from *Fiziol. Rastenii*, 14, 319-327, 1967.
- LATZKO (E.)- Enzymatische Katalyse und Mineralstoffwirkung. *Zeits. Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde*, 117, 179-193, 1968.
- MAC LEAN (E.O.)- Uptake of sodium and other cations by five crop species. *Soil Sci.*, 82, 21-28, 1956.
- LEGGETT (J.E.), GILBERT (W.A.)- Localization of the Ca-mediated apparent ion selectivity in the cross-sectional volume of soybean roots. *Plant Physiol.*, 42, 1658-1664, 1967.
- LEGGETT (J.E.), STOLZY (L.H.)- Anaerobiosis and sodium accumulation. *Nature*, 192, 991-992, 1961.

- LEMEE (G.)- Sur l'économie d'eau des plantes annuelles aux confins septentrionaux du Sahara. Actes colloque UNESCO, Madrid, 127-135, 1961.
- LESSANI (H.)- Influence of sodium and calcium chlorides on respiration of tissues from several plant species. Thesis (M.S.), Utah State Un., 40 p., 1963.
- LIVNE (A.), LEVIN (N.)- Tissue respiration and mitochondrial oxidative phosphorylation of NaCl-treated pea seedlings. Plant Physiol., 42, 407-414, 1967.
- LÖHR (G.W.), WALLER (D.H.)- Glucose-6-phosphate dehydrogenase (Zwischenferment). Dans H.U. BERGMAYER, Methods of Enzymatic Analysis, 744-751, Ac. Press, New York, 1965.
- LUNDEGARDH (H.)- Anion respiration: the experimental basis of a theory of absorption, transport and exudation of electrolytes by living cells and tissues. Symposia Soc. Exp. Biol., 8, 262-296, 1964.
- LUNDEGARDH (H.), BURSTRÖM (H.)- Untersuchungen über die Atmungsvorgänge in Pflanzenwurzeln. Biochem. Z., 277, 223-249, 1935.
- LÜTTGE (U.), LATIES (G.G.)- Dual mechanisms of ion absorption in relation to long distance transport in plants. Plant Physiol., 41, 1531-1539, 1966.
- LÜTTGE (U.), WEIGL (J.)- Mikroautoradiographische Untersuchungen der Aufnahme und der Transportes von $^{35}\text{SO}_4^{4-}$ und $^{45}\text{Ca}^{++}$ in Keimwurzeln von Zea mays L. und Pisum sativum L. Planta, 58, 113-126, 1962.
- MAGISTAD (O.C.), AYERS (A.A.), WADLEIGH (C.H.), GAUCH (H.G.)- Effect of salt concentration, kind of salt and climate on plant growth in sand cultures. Plant Physiol., 18, 151-166, 1943.
- MALAZIAN (G.E.)- Histoautoradiographic studies of calcium uptake and transport across grape (Vitis vinifera L.) root cortex in relation to transpiration. Thesis (Ph.D.) Un. California, Davis, 155 p., 1965.
- MARTIN (J.P.), JONES (W.W.)- Greenhouse plant response to vinyl acetate-malic in prepared soils containing high percentages of sodium of potassium. Soil Sci., 78, 317-324, 1954.

- MOORE (D.P.), MASON (B.L.), MAAS (E.V.)- Accumulation of calcium in exudate of individual barley roots. *Plant Physiol.*, 40, 641-644, 1965.
- DE MOSS (R.D.)- Glucose-6-phosphate and 6-phosphogluconic dehydrogenase from Leuconostoc mesenteroides. Dans COLOWICK and KAPLAN, *Methods in Enzymology*, I, 328-334, Ac. Press, New York, 1955.
- MOYSE (A.)- Sur les échanges gazeux des feuilles adultes maintenues à l'obscurité. *C.R.Ac.Sc.*, 224, 147-149, 1947.
- NIEMAN (R.H.)- Some effects of sodium chloride on growth, photosynthesis and respiration of twelve crop plants. *Bot. Gaz.*, 123, 279-285, 1962.
- OCHOA (S.)- Malic dehydrogenase from pig heart. Dans COLOWICK and KAPLAN, *Methods in Enzymology*, I, 735-739, Ac. Press, New York, 1955.
- OLLAT (C.), BECVAROVA (H.)- Travaux pratiques de chimie du sol. Mission UNESCO, CRUESI (Tunis), Brochure ronéo, 40 p., 1967.
- DE PARCEVAUX (S.)- Transpiration végétale et production de matière sèche. Essai d'interprétation en fonction des facteurs du milieu. Dans "L'eau et la production végétale". I.N.R.A., 63-150, 1964.
- PEARSON (G.A.)- Sodium absorption and translocation by beans, peas and cotton. *Plant Physiol.*, 37, Suppl. X, 1962.
- PEARSON (G.A.)- Effects of inhibition on sodium absorption and translocation in beans and cotton. *Plant Physiol.*, 39, Suppl. XII, 1964.
- PEARSON (G.A.)- Absorption and translocation of sodium in beans and cotton. *Plant Physiol.*, 42, 1171-1175, 1967.
- PEPKOWITZ (L.P.), SHIVE (J.W.)- The importance of oxygen in the nutrient substrate for plants: ion absorption. *Soil Sci.*, 57, 143-157, 1944.
- PINTA (M.)- Communication personnelle. 1967.
- PITMAN (M.G.)- Sodium and potassium uptake by seedlings of Hordeum vulgare. *Austral. Jour. Biol. Sci.*, 18, 10-24, 1965.

- PITMAN (M.G.), SADDLER (H.D.W.)- Active sodium and potassium transport in cells of barley roots. *Proc. Nation. Ac. Sci.*, 57, 44-49, 1967.
- POKROVSKAIA (E.I.)- Salt-hardiness and various metabolic pathways in glycophytes. *Soviet Plant Physiol.*, 5, 260-266, transl. from *Fiziol. Rastenii*, 5, 264-271, 1958.
- PORATH (E.), POLJAKOFF-MAYBER (A.)- Effect of salinity on metabolic pathways in pea root tips. *Israel Journ. Bot.*, 13, 115-121, 1964.
- PORATH (E.), POLJAKOFF-MAYBER (A.)- The effect of salinity in the growth medium of carbohydrate metabolism in pea root tips. *Plant and Cell Physiol.*, 9, 195-203, 1968.
- QUEIROZ (O.)- Sur le métabolisme acide des Crassulacées. III-Variation d'activité enzymatique sous l'action du photopériodisme et du thermopériodisme. *Physiol. Vég.*, 6, 117-136, 1968.
- RAINS (D.W.)- Mécanisms of sodium absorption by plant tissue. *Plant Physiol.*, 39, Suppl. XII, 1964.
- RAINS (D.W.), EPSTEIN (E.)- Sodium absorption by barley roots: role of the dual mechanisms of alkali cation transport. *Plant Physiol.*, 42, 314-318, 1967₁.
- RAINS (D.W.), EPSTEIN (E.)- Sodium absorption by barley roots: role of the dual mechanisms of alkali cation transport. Its mediation by mechanism 2 of alkali cation transport. *Plant Physiol.*, 42, 319-323, 1967₂.
- RANEY (F.), VAADIA (Y.)- Dispersion of THO and ³⁶Cl uptake by sunflower root systems. *Plant Physiol.*, 18, 8-14, 1965.
- RANSON (S.L.)- Non volatile mono-, di- and tricarboxylic acids (chromatographic and ion exchange methods). Dans "Modern Methods of Plant Analysis", II, 539-582, Springer-Verlag, 1955.
- RASMUSSEN (G.K.), SMITH (P.F.)- Effects of calcium, potassium and magnesium on oxalic, malic and citric acid content of Valencia orange leaf tissue. *Plant Physiol.*, 36, 99-101, 1961.
- RAVEN (J.A.)- Light stimulation of active transport in Hydrodictyon africanum. *Journ. Gen. Physiol. U.S.A.*, Part 1, 50, 1627-1640, 1967.

- RAVEUX (R.),BOVE (J.)- La séparation et la détermination des acides carboxyliques de C_1 à C_6 par chromatographie de partage sur colonne de silice.I. Etude générale. II. Nouvelle technique proposée.Bull.Soc.Chim.Fr.,369-376 et 376-381,1957.
- REPP (G.)- The salt tolerance of plants: basic research and tests.Colloque UNESCO, Téhéran,153-159,1961.
- REPP (G.),KILLIAN (C.)- Recherches écologiques sur les relations entre le climat,les sols et les plantes irriguées des oasis sahariennes.Jour.Agric.Tropic.et Bot. Appl.III,109-141 et 292-319,1956.
- MAC ROBBIE (E.A.C.)- Metabolic effects on ion fluxes in Nitella translucens.II-Transport fluxes.Austral.Jour.Biol.Sci.,19,371-388,1966.
- ROBERSTON (R.N.),TURNER (J.T.)- Studies in the metabolism of plant cells.III- The effects of cyanide on the accumulation of potassium chloride and on respiration, the nature of the salt respiration.Austral.Jour.Exp.Biol.and med.Sci.,23,63-73,1945.
- ROBERSTON (R.N.),WILKINS (M.J.)- Studies in the metabolism of plant cells.VIII-The quantitative relation between salt respiration.Austral.Jour.Sci.Recherch.Ser.B₁,17-37,1948.
- ROUX (L.),LESAINT (C.)- Mise au point d'une technique de détermination des acides organiques chez les végétaux.Ann.Physiol.Vég.,1,83-92,1959.
- SAMUILOV (F.D.)- A study of the interrelationship between respiration and absorption of water in corn plants with the aid of heavy water. Soviet Plant Physiol.,12, 192-200,transl.from Fiziol.Rastenii,12,226-237,1965.
- SANWAL (B.D.)-Enzymic essays of amino acids and keto acids.Dans "Modern Methods of Plant Analysis",VI,456-471,1963.
- SARIN (M.N.),RAO (I.M.)- Physiological studies on salt tolerance in crop plants.III- Influence of sodium sulfate on seedling respiration in wheat and gram.Indian. Jour.Plant Physiol.,1,30-38,1958.
- SCHEIDECKER (D.)- Recherches sur la nutrition minérale de la tomate "Groseille rouge". Etude d'une carence induite.Thèse Doctorat Sci.,Nat.Paris,Ed.Louis-Jean,118 p., 1964.

- SCHEIDECKER (D.), ANDREOPOULOS-RENAUD (U.), HOLLIER-LAROUSSE (M.)- Effet de la teneur en oxygène dissous de la solution nutritive sur le transport, l'accumulation et l'utilisation du calcium et du potassium par le Lycopersicum racemigerum. Bul. Soc. Bot., 115 (sous presse), 1968.
- SHAH (B.H.), WEDDING (R.T.)- Sodium ion influences on phosphorylations associated with oxidation on succinate by turnip root mitochondria. Science, 160, 304-306, 1968.
- SMITH (F.A.)- The control of Na uptake into Nitella translucens. Jour. Exp. Bot., 18, 716-731, 1967.
- SOMOGYI (M.)- A new reagent for determination of sugar. Jour. Biol. Chem., 160, 61-68, 1945.
- SPLITTSTOESSER (W.E.), BEEVERS (H.)- Acids in storage tissues. Effects of salts and aging. Plant Physiol., 39, 163-169, 1964.
- STEVENINCK (R.E.M.)- The significance of calcium on the apparent permeability of cell membranes and the effects of substitution with other divalent ions. Physiol. Plant., 18, 54-69, 1965.
- STOCKER (O.)- Das Wasserdefizit von Gefässpflanzen in verschiedenen Klimazonen. Planta, 7, 382-387, 1929.
- STONE (A.J.)- A proposed model for the Na^+ pump. Biochim. Biophys. Acta., 150, 578-586, 1968.
- STROGONOV (B.P.)- Physiological basis of salt tolerance of plants (as affected by various types of salinity) . I.P.S.T., Jerusalem, 279 p., 1964.
- STROGONOV (B.P.), L'WANITSKAIA (E.F.), CHERNIADEVE (I.P.)- (Effet de fortes concentrations en sels sur les plantes) (en Russe). Fiziol. Rastenii, 3, 319-327, 1956.
- SUTCLIFFE (J.F.)- The selective absorption of alkali cations by storage tissues and intact barley plants. Dans "Potassium Symposium 1956", Ann. Mtg. Bd. Tech. Advisrs. London, 1-11, 1957.
- TAYLOR (S.A.)- Water relations of field crops. Actes colloque UNESCO, Madrid, 303-308, 1961.

- TAYLOR (S.A.), HADDOCK (J.L.)- Soil moisture availability related to power required to remove water. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.*, 20, 284-288, 1956.
- TORII (K.), LATIES (G.G.)- Organic acid synthesis in response to excess cation absorption in vacuolate and non vacuolate sections of corn and barley roots. *Plant Cell Physiol.*, 7, 395-403, 1966.
- UHVITS (R.)- Effect of osmotic pressure on water absorption and germination of alfalfa seeds. *Amer. Jour. Bot.*, 33, n°4, 278-285, 1946.
- ULRICH (A.)- Metabolism of non volatile organic acids in excised barley roots as related to cation-anion balance during salt accumulation. *Amer. Jour. Bot.*, 28, 526-537, 1941.
- UMBREIT (W.W.), BURRIS (R.H.), STAUFFER (J.F.)- *Manometric techniques* (3^e Ed.), Burgess publ. Co. Ed, Minneapolis, 338 p., 1957.
- VALLEE (M.)- Recherches sur l'exsorption et l'absorption du rubidium par des racines excisées d'orge. *Thèse Sci. Nat. Paris*, 190 p., 1963.
- VLAMIS (H.), DAVIS (A.R.)- Effects of oxygen tension on certain physiological responses of rice, barley and tomato. *Plant Physiol.*, 19, 33-51, 1944.
- WALLACE (A.)- Solute uptake by intact plants. *Edwards Brothers, Inc. Ann. Arbor, Michigan*, 178 p., 1964.
- WALLACE (A.), HEMAIDAN (N.)- Studies on the absorption and distribution of ²²Na in bush bean plants. Dans *Solute uptake by intact plants*, A. Wallace Ed., 62-75, 1963.
- WALLACE (A.), TOTH (S.J.), BEAR (F.E.)- Influence of sodium on growth and composition of Ranger alfalfa. *Soil Sci.*, 65, 477-486, 1948.
- WEBB (K.L.), BURLEY (J.W.A.)- Dark fixation of ¹⁴CO₂ by obligate and facultative salt marsh halophytes. *Can. Jour. Bot.*, 43, 281-285, 1965.
- WEIMBERG (R.)- Effect of sodium chloride on the activity of a soluble malate dehydrogenase from pea seeds. *Jour. Biol. Chem.*, 342, 3000-3006, 1967.

- WILSON (A.M.), HUFFACKER (R.C.)- Effects of moisture stress on acid-soluble phosphorus compounds in Trifolium subterraneum. Plant Physiol., 39, 555-560, 1964.
- VAN WINKLE (W.)- The effect of season, temperature and salinity on the oxygen consumption of bivalve gill tissue. Comp. Biochim. Physiol., 26, 69-80, 1968.
- ZHOLKEVICH (V.N.), ROGACHEVA (A.Y.)- (Variations de la teneur en composés phosphorylés acidosolubles dans les tissus végétaux en cas de déficit hydrique). (En Russe). Dokl. Akad. Nauk SSSR, 151, 456-459, 1963.
- ZHOLKEVICH (V.N.), ROGACHEVA (A.Y.)- Effects of respiratory inhibitors on the uptake of oxygen by wilting plants. Soviet Plant Physiol., 14, 424-428, transl. from Fiziol. Rastenii, 14, 500-506, 1967.

TABLE DES MATIERES

	Pages
INTRODUCTION	3
HISTORIQUE	5
I- Comportement de la Luzerne en milieu salé	5
II- Absorption, transport et accumulation du sodium et du chlore	13
III- Effets sur l'activité et le métabolisme respiratoire des sels présents dans les milieux salés naturels, et plus particulièrement du chlorure de sodium	19
TECHNIQUES ANALYTIQUES ET METHODES	31
I- Etude du sol	31
II- Mesure du déficit de saturation hydrique, de la force de succion et de la pression osmotique	31
III- Dosage des éléments minéraux dans la matière végétale.....	32
IV- Mesures de radioactivité	35
V- Mesure de l'intensité et du quotient respiratoire	36
VI- Dosage des glucides solubles	37
VII- Dosage de l'acidité totale et de certains acides carboxyliques	37
VIII- Mesure de l'activité de la glucose - 6 - phosphate - deshydrogénase et de la deshydrogénase malique	40
PREMIERE PARTIE :	
COMPORTEMENT AU CHAMP DE LA LUZERNE DE GABES IRRIGUEE AVEC DES EAUX SALEES	43
I- Description de l'essai	44
II- Résultats	47
III- Conclusions	63

SECONDE PARTIE :

COMPORTEMENT EN AQUICULTURE STRICTE DE LA LUZERNE DE GABES ET DE LA LUZERNE DE PROVENCE	66
CHAPITRE I - CONDUITE GENERALE DES EXPERIENCES	68
I- Matériel végétal	68
II- Installations et conduite des cultures	68
III- Solutions nutritives	69
CHAPITRE II - MORPHOLOGIE-CROISSANCE-TENEUR EN EAU-PRESSION OSMOTIQUE.....	71
I- Morphologie	71
II- Croissance	71
III- Teneur en eau	73
IV- Pression osmotique	74
V- Conclusions	75
CHAPITRE III- ABSORPTION,MIGRATION ET ACCUMULATION DU POTASSIUM,DU CALCIUM DU SODIUM ET DU CHLORE	78
I- Absorption,migration et accumulation en fonction de la concentra- tion du chlorure de sodium dans le milieu	78
II- Déroulement dans le temps de l'absorption et du transport du potassium, du calcium,du sodium et du chlore . Effets de l'aération	86
III- Conclusions	98
CHAPITRE IV- ACTIVITE RESPIRATOIRE	100
I- Intensité respiratoire	100
II- Quotient respiratoire	106
III- Conclusions	109

	Pages
CHAPITRE V- GLUCIDES ET ACIDES ORGANIQUES.....	109
I- Glucides solubles	109
II- Acides organiques	110
III- Conclusions	113
CHAPITRE VI- ACTIVITE DE LA GLUCOSE - 6 - PHOSPHATE DESHYDROGENASE ET DE LA MALATE DESHYDROGENASE	115
DISCUSSION GENERALE DES RESULTATS	118
I- Tolérance de la Luzerne à l'égard de la présence de sels dans l'eau d'irrigation et de chlorure de sodium dans la solution nutritive	118
II- Absorption, migration et accumulation du sodium et du chlore.	120
III- Absorption, migration et accumulation du potassium et du calcium . Effet de la présence du chlorure de sodium	122
IV- Activité et métabolisme respiratoires	127
RESUME ET CONCLUSIONS	134
BIBLIOGRAPHIE	138

DEUXIEME THESE

Propositions données par la Faculté

Effet général et influence sur le métabolisme végétal des macro-éléments
K, Ca, Mg et Na. Interactions et substitutions possibles.

Vu et approuvé

Paris, le 16 avril 1969

Le Doyen de la Faculté des Sciences de
Paris

Marc Zamansky

Vu

et permis d'imprimer

Le Recteur de l'Académie de Paris

Jean Roche

